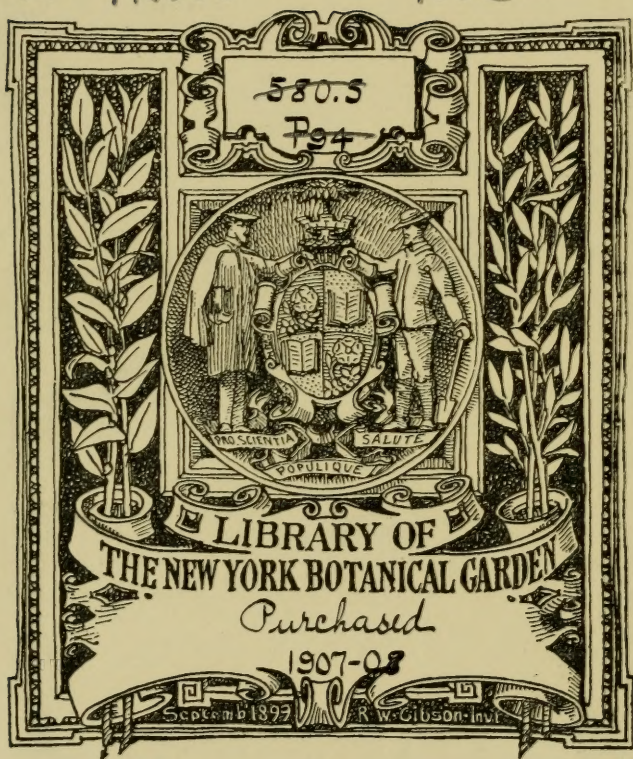




SHOUT
SHARE **IT**

XP .R858

Bd 2



PROGRESSUS REI BOTANICAE

FORTSCHRITTE DER BOTANIK
PROGRÈS DE LA BOTANIQUE
PROGRESS OF BOTANY

HERAUSGEGEBEN

VON DER

ASSOCIATION INTERNATIONALE DES BOTANISTES

REDIGIERT VON

DR. J. P. LOTSY

IN LEIDEN

ZWEITER BAND

MIT 56 ABBILDUNGEN



LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1908

XP
.R858
Bd. 2.

Alle Rechte vorbehalten.

Inhaltsverzeichnis.

Erstes Heft.

Paul Vuillemin, Les bases actuelles de la systématique en mycologie . .	Seite 1
R. Zeiller, Les Progrès de la Paléobotanique de l'ère des Gymnospermes . .	171

Zweites Heft.

J. W. Moll, Die Fortschritte der mikroskopischen Technik seit 1870	227
--	-----

Drittes Heft.

Hans Winkler, Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche . .	293
---	-----

Viertes Heft.

Ernst Küster, Aufgaben und Ergebnisse der entwicklungsmechanischen Pflanzenanatomie	455
--	-----

PROGRESSUS REI BOTANICAE

FORTSCHRITTE DER BOTANIK
PROGRÈS DE LA BOTANIQUE
PROGRESS OF BOTANY

HERAUSGEGEBEN

VON DER

ASSOCIATION INTERNATIONALE DES BOTANISTES

REDIGIERT VON

DR. J. P. LOTSY

IN LEIDEN

ZWEITER BAND ◉ ERSTES HEFT

MIT 18 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1907

Inhaltsübersicht.

	Seite
VUILLEMIN, PAUL, Les bases actuelles de la systématique en mycologie	1
ZEILLER, R., Les Progrès de la Paléobotanique de l'ère des Gymnospermes	171

Verlag von **Gustav Fischer** in **Jena**.

PROGRESSUS REI BOTANICAE

FORTSCHRITTE DER BOTANIK

PROGRÈS DE LA BOTANIQUE

PROGRESS OF BOTANY

herausgegeben von der

ASSOCIATION INTERNATIONALE DES BOTANISTES

redigiert von

DR. J. P. LOTSY

in Leiden.

Die „Progressus“ erscheinen in zwanglosen Heften, die in einem Zwischenraum von 4 Monaten zur Ausgabe kommen sollen. Die Hefte werden zu Bänden von etwa 40 Druckbogen vereinigt, so daß jährlich ein Band erscheinen wird.

Die Mitglieder der Association erhalten die Progressus zu dem Vorzugspreis von 13 Mark. Bestellungen zu diesem Vorzugspreise sind seitens der Herren Mitglieder direkt an die Verlagsbuchhandlung oder an den Generalsekretär der Association, Herrn Dr. J. P. Lotsy in Leiden, zu richten. Bestellungen, welche durch den Buchhandel aufgegeben werden (auch solche seitens der Mitglieder der Association) können nur zu dem Preise für Nichtmitglieder, welcher 18 Mark für einen Band beträgt, Erledigung finden.

Erster Band. Erstes Heft.

Mit 77 Abbildungen im Text.

Inhalt:

Strasburger, Eduard, Die Ontogenie der Zelle seit 1875.

Scott, Dr. H., The Present Position of Palaeozoic Botany.

Arber, E. A. Newell, Bibliography of Literature on Palaeozoic fossil Plants including some of the more important memoirs published between 1870 bis 1905.

Flahault, Ch., Les progrès de la Géographie botanique depuis 1884 son état actuel, ses problèmes.

Zweites Heft.

Mit 24 Abbildungen im Text.

Inhalt:

Laurent, L., Docteur des Sciences, Marseille, Les Progrès de la paléobotanique angiospermique dans la dernière décade.

Bateson, W., M. A., F. R. S., The progress of Genetics since the rediscovery of Mendel's papers.

Czapek, Friedrich, Die Ernährungsphysiologie der Pflanzen seit 1896.

Drittes Heft.

Mit 18 Abbildungen und 2 Kurven im Text.

Inhalt:

van Calcar, R. P., Die Fortschritte der Immunitäts- und Spezifitätslehre seit 1870.

Les bases actuelles de la systématique en mycologie

par

Paul Vuillemin.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

Avant-propos.

La systématique, évoluant avec les progrès de la science, reflète toutes les idées suggérées par les découvertes de chaque jour; mais elle atténue ce que ces idées ont d'excessif ou de prématuré, parce qu'elle les ordonne dans des cadres relativement fixes, quoique sans cesse remaniés par les idées nouvelles qui vieilliront à leur tour.

En cherchant à saisir la systématique des Champignons dans la position qu'elle occupe actuellement au cours de ses fluctuations, nous avons pensé que c'était le moyen le plus simple de synthétiser les principaux résultats et les principales tendances de la mycologie et d'écrire une introduction aux études spéciales qui paraîtront ultérieurement dans les *Progressus rei botanicae* sur divers problèmes soulevés ou éclairés par l'étude des Champignons.

Il ne faut pas chercher dans cette étude un répertoire des innombrables travaux consacrés à la mycologie. Ce serait faire double emploi avec les *Jahresbericht* qui en mentionnent un millier chaque année et avec le *Botanisches Centralblatt* publié par l'Association internationale des Botanistes. Il faut moins encore y voir un choix des travaux les plus considérables ou les plus parfaits. Il ne nous appartient pas de faire un tel classement; d'ailleurs il n'existe guère d'œuvre absolument dénuée d'intérêt ni d'œuvre à l'abri de toute critique. Nos indications bibliographiques, sommaires et incomplètes, sont de simples points de repère. Parmi les savants qui ne sont point nommés ici, il est des maîtres bien connus de tous les mycologues et dont les œuvres seront mises en relief dans des Résumés d'ordre moins général et moins impersonnel.

Jusqu'au milieu du siècle dernier les Champignons étaient envisagés comme un groupe isolé parmi les végétaux. On réunissait sous ce nom les êtres où l'on ne discernait aucune des propriétés utilisées dans la classification botanique.

Définis négativement à l'égard des autres êtres vivants par l'absence de déplacements, d'organes sexuels connus, de cotylédons, de membres, de vaisseaux, de chlorophylle, les Champignons, étudiés pour eux-mêmes, ont mis en éveil la sagacité des observateurs. Les organes liés à la reproduction par spores fournissent les indications fondamentales pour le sectionnement de la classe. L'anatomie et l'histologie s'imposent pour la diagnose des familles et de leurs subdivisions.

On se figure souvent que l'anatomie et l'histologie appliquées à la classification sont des conquêtes récentes de la science. Cela tient à une confusion entre la nature des faits étudiés et la délicatesse des techniques employées pour les analyser.

Les nouveaux procédés de préparation et de coloration des coupes microscopiques ont fait faire de tels progrès à la distinction des régions anatomiques et à l'analyse des tissus, qu'on en est venu à croire qu'il n'y a pas d'anatomie ni d'histologie sans microscope, à envisager ces deux sciences comme des branches de la micrographie. En réalité, la micrographie n'est pas une science, c'est un ensemble de procédés appliqués aux diverses branches de la morphologie, depuis l'étude des contours du corps quand ils sont insuffisamment distincts à l'œil nu, jusqu'à celle des plus fines particules du protoplasme.

Si l'on se pénètre bien de cette distinction fondamentale entre les moyens et les résultats de l'observation, on s'apercevra que la période contemporaine a considérablement transformé les techniques de laboratoire, perfectionné les moyens d'analyse, permis de voir mieux et plus loin que dans les périodes antérieures. Elle a fourni à la science des documents nouveaux, elle a précisé des documents anciens, rectifié des documents imparfaits dont elle rend l'interprétation plus sûre; mais elle n'a pas créé une science nouvelle.

Avec les procédés nouveaux de la micrographie, nous étudions cette même anatomie et cette même histologie que nos devanciers appréciaient à des propriétés tombant immédiatement sous les sens, sous tous les sens se contrôlant réciproquement. Il est bon de dissiper le malentendu qui a pu faire croire qu'on élaborait dans les laboratoires une nouvelle systématique n'ayant rien de commun avec les méthodes familières aux grands observateurs de la nature.

Les procédés perfectionnés dont on dispose aujourd'hui n'ont pas bouleversé la classification intérieure des Champignons, puisqu'ils ont été mis au service des méthodes depuis longtemps en usage. Mais ils ont élargi et approfondi le domaine de la mycologie.

Ils ont reculé ses frontières en multipliant les observations positives sur les Champignons que leur petite taille rendait inaccessibles à l'examen direct. Les Hyphomycètes de Link, les Mucédinées de Brongniart, les Haplomycètes de Fries renferment des familles aujourd'hui aussi complètement connues et, à certains égards, mieux dotées au point de vue morphologique et physiologique que les grands Champignons à chapeau.

Dans toutes les directions se multiplient les caractères communs aux Champignons et aux autres êtres. De tous côtés les brèches s'ouvrent dans la muraille qui circonscrivait leur domaine. Il n'est plus possible d'envisager la mycologie comme une science autonome, séparée des autres branches de l'histoire naturelle. La barrière imaginaire, faite de conceptions négatives, n'a pas résisté aux données positives qui révèlent des affinités multiples entre les êtres groupés sous le nom de Champignons d'une part, les Algues et les animaux d'autre part.

Les techniques nouvelles n'ont pas seulement élargi le domaine de la mycologie en révélant les affinités des Champignons avec les autres êtres vivants. En creusant jusque dans leurs replis les plus intimes la structure et les fonctions d'espèces variées, elles ont révélé aux biologistes tout le parti que l'on peut tirer de l'étude des Champignons pour éclairer les grands problèmes de la vie. La mycologie offre à leur activité un champ d'une exceptionnelle fécondité, car c'est une terre libre des entraves de la routine et des formules invétérées.

Quelle étude est plus propre à montrer ce que valent les limites tracées entre les animaux et les végétaux que ce groupe où l'on a confondu des formes immobiles à revêtement chitineux et des formes amiboïdes capables de fabriquer des membranes cellulosiques? Ces Cryptogames vont suggérer de nouvelles théories de la sexualité en la montrant débarrassée du masque que l'on prenait pour l'essence du phénomène; ces Thallophytes nous livreront un jour le secret de la différenciation histologique et anatomique, parce qu'ils n'ont imposé, ni à leurs tissus, ni à leurs régions topographiques, la livrée uniforme des plantes vasculaires. Les Champignons, en un mot, sont particulièrement aptes à nous affranchir de ces habitudes de penser qui nous font prendre les phénomènes fréquents pour des phénomènes nécessaires et les règles générales pour les lois naturelles.

Il y aurait long à dire sur les conquêtes biologiques dues à l'étude des Champignons. Mais notre intention n'est pas d'entrer dans le détail de ces découvertes. Nous nous proposons seulement de rechercher quelle influence elles ont exercée sur la systématique.

La biologie et la systématique sont souvent envisagées comme des sciences indépendantes et même antagonistes. De fait elles

s'édifient par des procédés intellectuels différents, presque diamétralement opposés. La biologie étudie des changements, la systématique cherche à s'appuyer sur des points de comparaison fixes. Mais d'une part le mouvement endigué par l'organisation des êtres vivants détermine des formes stables; d'autre part les formes les mieux fixées des divers êtres, rapprochées par la systématique révèlent des transitions progressives qui donnent l'impression du mouvement comme les tableaux qui apparaissent successivement au cinématographe.

Chaque fonction biologique consiste en déplacements d'énergie (recette, dépense, transformation), accompagnés de quelque modification matérielle plus ou moins apparente. L'organe n'est pas un édifice stable: c'est une série de formes se succédant suivant un enchaînement plus ou moins rythmique. Le biologiste est porté à faire abstraction des éléments communs de ces formes successives pour remonter jusqu'aux sources dynamiques des changements visibles. Le systématique, au contraire, demandera au même organe de lui donner l'illusion de la fixité, en l'envisageant avec un recul suffisant pour ne plus distinguer ses variations.

L'intervention de ces deux procédés intellectuels succède à l'observation des mêmes faits sensibles, ordonnés en série. Ce sont les mêmes données cinématiques que le raisonnement transforme en propriétés dynamiques ou en caractères statiques.

Cette intime connexion entre les caractères morphologiques et les propriétés biologiques se trouve exprimée clairement par Sully-Prud'homme, quand il dit: „Il existe nécessairement dans la forme quelque chose du mouvement qui la détermine, puisqu'elle est en communication et, par suite, a quelque chose de commun avec ce mouvement. On peut dire que, à ce titre, la forme, dans une certaine mesure, exprime sa cause accidentelle du dehors et, en outre, par l'intermédiaire de celle-ci, l'activité de l'être même.“

La relation qui existe entre le tourbillon vital et les caractères considérés comme fixes par les systématiciens justifie les essais de classification naturelle des êtres vivants. En un mot c'est à la biologie que la systématique emprunte toute sa valeur. Ces deux points de vue de la science devaient converger et se confondre en un seul. Ce rapprochement est un des mérites de la mycologie contemporaine et sa caractéristique essentielle.

Première partie.

Procédés généraux de la systématique et conditions spéciales de leur application en mycologie.

Sommaire. — Ch. 1^{er}. Antinomie de la classification biologique. Fixité et changements. — Postulat de l'espèce. — Systématique morphologique déduite de celle des Phanérogames. Hypothèse de la génération sexuée. Classification oologique des Champignons. — Systématique phylogénétique. Hypothèse de l'alternance des générations sexuée et asexuée. Monophylétisme et Polyphylétisme. — Nécessité d'envisager séparément, chez les Champignons, la sexualité réductrice, la reproduction multiplicatrice et la végétation, puis de combiner ces trois ordres de données pour préciser les affinités.

Chapitre premier.

La classification des Champignons repose sur les mêmes principes que la classification des autres êtres vivants. Elle se heurte à la même difficulté primordiale: toute manifestation de la vie consiste en changements, en mouvements, en déplacements, tandis que tout système cherche des points de comparaison fixes.

Qu'elle procède par analyse ou par synthèse, qu'elle sectionne un ensemble d'êtres en groupes de plus en plus étroits ou qu'elle rassemble les êtres en groupes de plus en plus larges, la classification s'arrête nécessairement à un groupe primordial qui lui sert de point d'arrivée ou de point de départ. Ce groupe ultime est l'espèce.

I.

On a longtemps admis que tous les descendants d'une même souche gardent, sous le masque des changements provoqués par les circonstances ambiantes, un fond commun de propriétés essentielles, immuables, susceptibles de se manifester par des caractères identiques dans des conditions strictement déterminées. Telle est l'origine de la notion d'espèce.

La conception linnéenne de l'espèce s'est trouvée ébranlée par les doctrines transformistes. On a pu se demander s'il existe une catégorie réelle, différant des autres par des caractères essentiels et si l'espèce n'était pas simplement un cadre conventionnel, cadre plus large que la variété, plus étroit que le genre, la famille ou la classe,

mais n'indiquant, comme eux, que des différences dans le degré plus ou moins éloigné de parenté des êtres considérés. C'était le corollaire de la théorie darwinienne des variations continues et indéfinies sous l'influence du milieu.

Van Tieghem croit à l'existence de propriétés fondamentales échappant aux perturbations produites par les circonstances extérieures et définissant la personnalité. Mais la personnalité prend son origine tout entière dans l'œuf; la combinaison dont l'œuf est le produit est une source toujours vive de variations; à chaque formation d'œuf, il y a véritablement création d'une personnalité nouvelle. La personne est la seule unité taxinomique réelle, ne dépassant pas la durée d'une génération. L'espèce se confondant avec la personne ne fournit plus de base pratique à la classification.

Dans la théorie de la mutation, H. de Vries admet aussi l'existence de propriétés essentielles qui échappent à l'action perturbatrice du milieu; mais ces propriétés ont une durée supérieure à celle de la personne. Elles changent, peut-être périodiquement, à des époques généralement très espacées, pour des raisons qui nous échappent et que l'on n'a pu rattacher à des causes actuelles. Tant que la mutation n'intervient pas, les individus, les personnes qui se succèdent avec les mêmes propriétés essentielles, immuables constituent une même espèce. Les espèces naissent par bond et sont d'emblée définitives. De Vries a assisté à des naissances d'espèces chez les Phanérogames. Il a su maintenir par la culture les mutations produites; mais l'expérimentation ne possède aucun moyen d'action sur la production des mutations.

La mutation n'a pas été observée d'une façon certaine chez les Champignons, à moins qu'on n'y rattache la ségrégation des formes verte et rouge du *Sterigmatocystis versicolor* que j'ai¹⁾ isolées d'une même culture initiale et maintenues pendant plusieurs mois dans des cultures parallèles sur des milieux identiques. L'intervention de la sexualité paraît absolument exclue dans ce cas.

Si l'apparition des espèces nouvelles est réduite à la mutation, c'est un accident que nous ne pouvons, ni prévoir, ni influencer. La mutation peut jeter quelque trouble dans la systématique fondée sur la notion d'espèce; mais il y a lieu de croire que ce trouble sera restreint et pratiquement négligeable. En effet, les ébauches d'espèces nouvelles, nées du hasard, trouvent de moins en moins de place dans le concert des êtres solidarisés qui peuplent actuellement la terre. Avec H. de Vries, les transformistes deviennent les plus fermes soutiens de la stabilité de l'espèce, de la fixité des caractères héréditaires.

¹⁾ C. R. Acad. Sc. Paris, 30 mai 1904.

L'espèce, réhabilitée en principe, est souvent difficile à reconnaître en réalité. Quels moyens avons-nous de distinguer les différences provenant d'une mutation des différences provenant d'une variation? On en a indiqué deux principaux.

Tschermak¹⁾ appliquant la nomenclature de de Vries, oppose les caractères variatifs qui distinguent les variétés, aux caractères mutatifs, qui distinguent les espèces. Les caractères mutatifs établissent des distinctions tranchées sans transition. Les caractères des variétés se réduisent à des écarts quantitatifs par rapport à la moyenne des caractères individuels. Ce sont les caractères statistiques de Quételet. L'application de ce principe exige la connaissance des séries complètes de formes accidentelles qui oscillent autour de la forme fondamentale d'une espèce. Tant que nos statistiques sont incomplètes (et qui oserait se flatter du contraire?), nous risquons de croire à un défaut de transition quand la lacune n'existe que dans nos connaissances.

La méthode statistique n'a encore fourni pour les Champignons que des résultats assez vagues, soit qu'elle n'ait pas été appliquée selon des principes déterminés, soit qu'elle ait porté sur des caractères difficilement mesurables, tels que la couleur. Rob. Fries²⁾ par exemple décrit des transitions entre *Russula olivacea* et *R. xerampelina* sans préciser par des chiffres si les deux couleurs vives oscillent autour de couleurs sales plus fréquentes ou si elles représentent deux maxima. A son avis elles se confondent dans le *R. graveolens* Romell. Il serait intéressant de soumettre à des statistiques rigoureuses les formes étudiées par Beardslee³⁾, par exemple *Amanita muscaria* qui, aux environs de Stockholm, oscille autour de deux formes principales: l'une robuste et rouge, l'autre grêle et brune ou grisâtre. Ces différences observées dans une même station sont d'autant plus notables que certaines espèces semblent être d'une grande constance sous des climats variés. Beardslee l'a reconnu en comparant la flore suédoise à celle de l'Amérique du Nord. Bresadola⁴⁾ avait constaté que la plupart des espèces d'Hyménomycètes récoltées à la Terre de Feu par Dusén et Nordenskjöld sont identiques aux espèces européennes les plus communes.

Il est donc probable que l'on trouvera des caractères mutatifs indiqués par des courbes galtoniennes à double sommet, quand on fera des statistiques précises des formes des Champignons vulgaires. A. Möller⁵⁾ a indiqué dans cet ordre d'idées un fait particulièrement

¹⁾ Zeitschrift f. d. landw. Versuchswesen in Österreich, 1902.

²⁾ Acta r. scient. Soc. Gothoburgensis, 1899.

³⁾ Journal of Mycology, XI, 1905.

⁴⁾ K. vetensk. Acad. Förh., 1900.

⁵⁾ Bot. Mitt. aus den Tropen, 1895.

net, parce qu'il peut se traduire en chiffres. Le *Matruchotia varians* Boulanger est une Hypochnée dont les basides portent généralement deux spores, mais sont mélangées à des sporophores à 1—5 spores. Le *M. complens* A. Möller en diffère uniquement parce que le type habituel de sporophore est tétrasporé. A. Möller conclut de ses observations sur ces deux formes qu'elles dérivent l'une et l'autre d'un Champignon dont les sporophores n'avaient pas encore le caractère défini de la baside. Quelle que soit leur origine lointaine, ces deux espèces ne se distinguent que par le nombre habituel des spores, qui tend à se fixer à 2 chez la première, à 4 chez la seconde.

Le second moyen de distinguer les différences mutatives des différences variatives consiste à déterminer si les caractères différentiels de deux Champignons sont en rapport avec les conditions actuelles d'existence. Cela revient à la vieille distinction des caractères morphologiques et physiologiques d'A. P. de Candolle, des propriétés organiques et adaptatives de Nägeli, des caractères phylétiques et épharmoniques de J. Vesque, des variations autogènes et étiogènes de Pfeffer, des atavismes phylogénétique et physiologique de Vries, des monstruosité taxinomiques et ataxinomiques de C. de Candolle.

Cette distinction est, en fait, très difficile. Un être vivant ne subit pas passivement les contraintes extérieures; il réagit selon sa nature propre et ce sont ces réactions qui, à leur tour, déterminent les caractères dans lesquels il s'agit de retrouver l'empreinte des actions externes. Nous ne pouvons tirer qu'un médiocre parti de l'utilité ou de l'indifférence d'un caractère, car un hasard heureux peut rendre une mutation très avantageuse et inversement, les réactions provoquées par les conditions nouvelles ne réalisent pas toujours d'utiles adaptations aux circonstances qui les ont mises en jeu.

La simple observation dont se contentent le plus souvent les systématiciens est impuissante à surmonter deux obstacles qui compliquent la distinction des espèces chez les Champignons. Ces obstacles sont: 1° l'hétéromorphisme d'une même espèce, 2° l'isomorphisme ou du moins la grande ressemblance qui tend à faire confondre des espèces réellement irréductibles.

A la simple inspection d'une Phanérogame fleurie, nous reconstituons la série des formes qui se sont succédé depuis la germination de la graine jusqu'à la période adulte; nous savons approximativement l'âge de la plante. Réciproquement la plante feuillée, la plantule, la graine sont généralement assez caractérisées pour nous permettre de prévoir le dernier terme de la série auquel aboutira le cycle du développement. Les formes s'enchaînent et chacune d'elles est tranchée, par suite de la solidarité des éléments qui travaillent dans le même ordre et dans le même sens.

Il n'en est pas de même chez les Champignons. Nous ne savons presque rien des propriétés communes aux formes d'un même Champignon qui ne se succèdent pas dans un ordre constant et ne restent pas continues dans l'espace. Lorsque nous comparons deux Champignons entre eux, nous ne sommes pas toujours assurés que les formes les plus analogues correspondent à la même période de l'ontogénie, ni que les formes les plus dissemblables n'appartiennent pas à une même espèce.

L'observation révèle des différences morphologiques, tantôt grandes, tantôt petites ou, plus exactement, tantôt très sensibles, tantôt peu ou point sensibles à nos procédés d'investigation. Mais l'ampleur de ces écarts ne nous renseigne pas sur leur nature spécifique ou variative. Il existe, en effet, des espèces irréductibles que la simple observation n'a pas su distinguer; il existe aussi des variétés accidentelles et fugaces qui, à première vue, ne ressemblent en rien au type habituel.

La notion purement morphologique des grandes espèces et des petites espèces est une convention empirique sans fondement naturel. Ou bien il n'y a pas d'espèce, ou bien toutes les espèces sont des espèces élémentaires. Le terme „espèces collectives“ est un non-sens; il s'applique aux espèces élémentaires confondues ou difficiles à discerner par les techniques usuelles qui sont des procédés conventionnels.

Il peut être pratiquement commode de réunir dans une même salle d'attente les espèces que les procédés usuels ne permettent pas de séparer sûrement. Ce groupe provisoire constitue la stirpe. Clavaud¹⁾, en créant ce terme, entendait bien qu'il exprimait une tout autre idée que celui d'espèce collective. „L'espèce, disait-il, a son unité dans la filiation actuellement existante, la stirpe ne tire la sienne que de la ressemblance des éléments qui la composent, en tant que cette ressemblance est l'indice d'une filiation qui a cessé actuellement d'exister. „Cette définition implique l'hypothèse que le degré de parenté des espèces est indiqué par le degré de ressemblance extérieure. Mais cet indice n'est pas constamment fidèle. S. Belli²⁾ a donc raison de dire: La stirpe reste la première catégorie théorique.... Elle exprime l'origine supposée commune des espèces affines d'un genre. La seule unité taxinomique réelle dans l'espace et dans le temps actuel est l'espèce.

Costantin et Lucet³⁾ ont montré l'intérêt pratique de l'établissement des stirpes chez les Aspergillées, où diverses formes

¹⁾ Flore de la Gironde, 1882.

²⁾ Obs. critiques sur la réalité des espèces en nature au point de vue de la systématique. Turin 1901.

³⁾ Soc. mycol. Fr. XIX, 1903. — Ann. sc. nat.; Bot., 9^e série, II, 1905.

gravitent autour de types spécifiques suffisamment tranchés, tels que *Sterigmatocystis nigra*, *Aspergillus fumigatus*, *flavus*, *Oryzae*, sans que l'on ait de raison suffisante pour conférer à chacune d'elles la dignité soit d'espèce, soit de variété, ou pour y voir un facies accidentel. Si certaines de ces formes ont été suivies avec soin dans des cultures variées, d'autres ne sont connues que par des descriptions difficilement comparables. Cette innovation se montrera souvent opportune dans le domaine de la mycologie, à la condition qu'on ne se méprenne pas sur la valeur d'un groupe qui tire toute sa légitimité de l'insuffisance des données positives sur la parenté des formes qui le constituent. Une stirpe est tantôt une espèce, tantôt un groupe d'espèces. La constitution d'une stirpe est un aveu d'ignorance et cet aveu peut conduire à des recherches capables de dissiper l'ignorance. Mais il ne faut pas s'y méprendre et chercher dans la stirpe une base solide pour la systématique.

La méthode analogique a mis quelquefois sur la voie des affinités des Champignons dont on connaissait seulement une forme accessoire. Elle ne suffit jamais pour donner à elle seule la certitude et elle a souvent endormi les mycologues dans une confiance illusoire.

La méthode expérimentale fournit les moyens les plus variés pour triompher de l'hétéromorphisme et de l'isomorphisme. La mycologie lui doit une bonne part de la certitude qu'elle possède aujourd'hui dans une foule de questions longtemps obscures ou controversées.

Les perfectionnements apportés à la technique des cultures pures en milieux variés et strictement déterminés et à la technique des inoculations aux végétaux et aux animaux n'a pas seulement permis de juger la valeur des différences morphologiques et de ramener au rang des simples variations celles qui se laissent effacer ou reproduire expérimentalement. Ils ont aussi révélé l'existence d'espèces séparées par des propriétés physiologiques irréductibles, bien que, même aux stades les plus élevés de leur développement et dans leurs organes les plus complexes, les mieux fixés en apparence, l'observation de la forme les ait fait considérer comme identiques. Ce sont les espèces biologiques de Klebahn (espèces soeurs de Schroeter, espèces physiologiques de Hitschcock et Carleton, races éthologiques ou *Gewohnheitsrassen* de P. Magnus).

La question des espèces biologiques demanderait à elle seule un volume pour être mise au point en tenant compte des travaux mycologiques récents qui l'ont fait naître, qui ont démontré sa réalité et sa haute portée. Nous n'aborderons pas ce problème qui ne peut être traité dans cet article avec l'ampleur nécessaire.

La réalité de l'espèce n'est, ni évidente, ni démontrée; c'est un *postulat* qui se trouve à la base de toute systématique. Les limites

de l'espèce réelle nous sont le plus souvent inconnues; nous leur substituons des limites conventionnelles déterminées selon nos moyens d'investigation et selon les besoins auxquels répond la classification.

II.

L'espèce étant donnée et admise conformément à certaines conventions, la systématique cherche la donnée la plus fixe qui soit applicable comme commune mesure aux diverses espèces. Les propriétés physiologiques répondent mal à ce besoin, puisque, de leur nature, elles sont changeantes et mobiles. Aussi ne les utilise-t-on directement qu'à défaut de documents morphologiques.

L'habitude de recourir presque exclusivement à la morphologie, pour de simples motifs d'opportunité, avait affermi une opinion inexacte sur la valeur réelle des caractères physiologiques et morphologiques en taxinomie. Les systématiciens professent en général un profond dédain pour les classifications physiologiques. Au fond, les classifications morphologiques ne sont naturelles qu'autant qu'elles expriment, dans leur rigidité apparente, les forces qui ont déterminé la forme. La fonction fait l'organe. Les organes moteurs des animaux, les vaisseaux des Renoncules, les stomates des Mousses, la chlorophylle des Algues, les filaments des Champignons ne sont des caractères taxinomiques de premier ordre, que parce qu'ils trahissent la façon dont ces divers êtres se déplacent, se nourrissent ou s'accroissent.

Les affinités sont physiologiques; mais nous cherchons à les distinguer et à les définir d'après les signes les plus sensibles, les plus visibles et les plus mesurables.

Les signes morphologiques ne sont pas l'image exacte des propriétés physiologiques ni la mesure rigoureuse des affinités. Les Champignons, où ils sont parfois plus difficiles à apprécier que les rapports biologiques eux-mêmes, nous fournissent des matériaux de choix pour nous prouver la réalité des espèces biologiques et pour nous forcer à remonter à la source physiologique des différences morphologiques.

L'organisation, abstraite de la fonction qui l'a provoquée, l'anatomie séparée de la physiologie, la morphologie au sens le plus large, considérée d'assez haut pour ne pas être troublée par les détails inconstants, fournit les premiers matériaux avec lesquels on a construit tous les systèmes.

La classification mycologique, sœur cadette de la classification des Phanérogames, a pris modèle sur son aînée et a demandé ses bases fondamentales aux organes reproducteurs.

Chez les Phanérogames la plante se reproduit quand elle est arrivée au summum de son développement, à l'âge adulte que l'on a appelé la période d'état de son évolution. On trouve à ce moment un point de comparaison relativement fixe. L'être se recueille en quelque sorte, concentre ce qu'il y a de plus essentiel, de plus constant en lui, se résume dans le nouvel être qui va recommencer la vie. La fleur échappe aux influences de temps et de lieu qui ballotent l'appareil végétatif à travers les saisons chaudes et froides, les époques d'abondance et de disette. Les éléments qui se combinent pour accomplir l'acte sexuel et pour préparer la graine se déterminent, se définissent respectivement. Avec les idées téléologiques dont nous sommes imbus, la reproduction apparaît comme une fonction, comme le but de la vie dont elle marquerait à la fois le point de départ et l'aboutissant nécessaire.

On a admis, a priori, que l'œuf, dans lequel se concentrent les deux grands actes de la sexualité et de la reproduction, devait exister chez tous les êtres vivants, que les Champignons, eux aussi, devaient répondre littéralement à la célèbre formule d'Harvey „*Omne vivum ex ovo*“. S'il n'existe qu'une seule sorte de reproduction, la reproduction sexuée, toute classification digne de ce nom est une classification oologique.

Van Tieghem¹⁾ soutient avec éclat cette doctrine. Si l'on s'en tient aux Plantes vasculaires, l'ensemble des phénomènes qui précèdent, accompagnent et suivent la formation de l'œuf suffit pour établir, en dehors de toute autre considération, une classification satisfaisante. Les caractères végétatifs vont ordinairement de pair avec les caractères oologiques. Les rectifications taxinomiques et les démembrements inspirés par la structure de l'ovule trouvent leur confirmation dans une révision attentive des caractères anatomiques.

Cette vérification n'est plus possible pour les plantes dépourvues d'ovules et de vaisseaux.

Pour ce qui concerne les Champignons, les caractères oologiques, quand ils ne sont pas totalement ignorés, présentent d'amples variations qui sont loin de cadrer avec celles de l'appareil végétatif. Ils offrent notamment une frappante discordance avec les caractères tirés du mode de dissémination par spores. Celles-ci, dans le système de Van Tieghem, ne sont plus des organes reproducteurs. Simples portions du corps adulte qui gardent les propriétés de la personne principale tout en se séparant d'elle dans l'espace, elles sont sans valeur taxinomique; elles ne servent qu'à établir un groupement

¹⁾ Ann. Sc. nat., Bot., 8^e série, XIV, 1901.

artificiel des espèces déshéritées où la reproduction a disparu ou a échappé à l'observation.

Van Tieghem sépare des spores les éléments disséminateurs qui gravitent dans l'orbite des œufs; il les nomme diodes et tomies.¹⁾ La cellule initiale du prothalle, qu'elle se sépare ou non de la plante adulte, s'appelle diode, parce qu'elle est considérée comme le point de départ du corps rudimentaire chargé de former les gamètes et de nourrir l'œuf. Le diode, limité aux Plantes vasculaires, ne nous intéresse pas, si ce n'est pour expliquer le nom du Sous-règne des Adiodées dans lequel rentrent les végétaux qui nous occupent et en général toutes les Plantes cellulaires de de Candolle. Les Diodées n'étant pas nécessaires à l'existence des Adiodées, cette désignation n'aurait pas de sens dans une nature où l'évolution n'aurait pas dépassé ce premier stade. Elle est passible des mêmes critiques que les noms négatifs en général: Invasculaires, Acotylédones, Cryptogames etc.

Les tomies sont les organes disséminateurs provenant du fractionnement de l'œuf ou du corps issu immédiatement de l'œuf. Ce corps était appelé sporogone; il prend le nom de tomiohone. Si l'on admet cette définition, tous les Champignons pourvus d'œufs ont des tomies: ils appartiennent à l'Embranchement des Tomiées. Quelques-uns d'entre eux ont des spores et des tomies; d'autres n'ont que des tomies et pas de spores.

Les principes du système oologique sont inconciliables avec toutes les classifications anciennes des Champignons, puisque la spore est déchu de la situation privilégiée qu'on lui accordait généralement.

L'œuf reste inconnu dans la plupart des espèces et même dans des groupes étendus, tels que les Basidiomycètes. Van Tieghem ne pense pas que ces groupes soient essentiellement agames, parce que l'incapacité constitutionnelle de donner l'œuf, source de toute variation, lui semble inconciliable avec l'existence de leurs formes variées. Une longue série de formations d'œufs, tout au moins dans le passé, lui paraît nécessaire. Les groupes où l'œuf est inconnu sont théoriquement *apogames* ou *spaniogames* (σπάνιος rare, γένος union), c'est-à-dire qu'ils auraient perdu secondairement la capacité de former des œufs, ou n'en formeraient que dans des circonstances échappant aux conditions habituelles de l'observation.

Van Tieghem est disposé à faire rentrer les Ascomycètes dans les cadres de la classification naturelle à la suite des Erémascacées, Dipodascacées, Erysibacées, Pyronémacées, Laboulbénacées, Cératomyxacées. Mais ces diverses familles, aussi bien que les familles groupées autrefois dans les Oomycètes, se rattachent à des niveaux

¹⁾ Journal de Botan. Paris, XIII, 1899.

très divers de l'embranchement des Tomiées, séparées entre elles par des familles jusqu'alors considérées comme des Algues. L'application du système oologique a donc pour première conséquence de supprimer la classe des Champignons. Les Algues partagent leur disgrâce et l'embranchement des Thallophytes s'effondre avec eux.

Un simple coup d'œil jeté sur la répartition des débris du groupe des Champignons dans l'embranchement des Tomiées montre que la classification oologique rapproche des familles différant foncièrement par leurs organes végétatifs et disloque des groupes qui paraissaient solidés, même ceux que Van Tieghem¹⁾ admettait antérieurement. Les Oomycètes se partagent entre les Tomiées isogames et les Tomiées hétérogames. Dans la première classe, les Mucorinées coudoient: non seulement les Erémascinées, Champignons cloisonnés, mais encore trois ordres d'Algues vertes à thalle continu ou unicellulaire (Hydrodictyinéés, Pandorinéés, Desmidiinéés). Dans la seconde classe, les Péronosporinéés sont associées: d'une part aux Erysibinéés et aux Entomophthorinéés, d'autre part à des Algues vertes (Eldogoninéés) ou pourpres (Banginéés, Némalinéés) qui les séparent des Laboulbéninéés. Cette classe des Tomiées hétérogames comprend aussi les Muscinées.

Ce tableau montre que les principes de la classification oologique, fondée d'abord pour les Phanérogames, s'appliquent mal aux Champignons, tels que nous les connaissons actuellement. Ce groupe récalcitrant risquerait même de briser les cadres étroits où l'on a dispersé ses membres et de laisser de redoutables brèches dans ce système, fort intéressant d'ailleurs, si l'on voulait l'empêcher de s'en dégager pour se reconstituer à côté, autour des réfractaires comme les Basidiomycètes et la majorité des Ascomycètes. C'est, je crois, l'opinion générale des mycologues.

L'échec du système oologique montre simplement que les principes déduits de l'analyse des plantes à fleurs ne sont pas immédiatement applicables à la classification des Champignons. Mais si l'on veut en apprécier équitablement la valeur et les inconvénients, il ne faut pas oublier que Van Tieghem s'en tient strictement au point de vue morphologique. Il fait de la classification statique. Même quand il parle d'évolution, quand il invoque des principes spéculatifs, quand il dit, par exemple, que la formation de l'œuf est la source unique des variations, c'est encore pour démontrer la valeur des états constatés par l'analyse morphologique.

Dangeard²⁾ range Van Tieghem parmi les partisans de l'origine polyphylétique des Champignons et il en conclut que la

¹⁾ Traité de Botanique, 1884. — Journ. de Bot. Paris, VII, 1893; XIII, 1899.

²⁾ Le Botaniste, 9^e série, 1906.

classification oologique montre clairement les nombreux inconvénients de la doctrine polyphylétique. Cette critique est aussi peu fondée que la conséquence que Dangeard en tire au profit de ses théories personnelles. La classification de Van Tieghem, franchement morphologique au sens de von Wettstein¹⁾, n'est rien moins que phylogénétique. Van Tieghem cherche: non des transitions, mais des séparations entre les différents groupes. Son point de vue réel et celui que lui attribue Dangeard sont aussi différents que celui d'un voyageur cherchant un itinéraire de Paris à Constantinople et celui d'un géographe décrivant les frontières qui séparent les états européens.

La conception strictement analytique de Van Tieghem n'est plus guère comprise des systématiciens, surtout des mycologues, depuis longtemps résignés à dresser des tableaux moins symétriques et moins solidement assis, mais plus conformes, dans leur pensée, à la filiation des espèces passées et présentes.

III.

La préoccupation dominante des systématiciens depuis un demi-siècle est de faire une classification phylogénétique, exprimant les liens de parenté des végétaux comme le ferait un arbre généalogique. Ces tendances se sont manifestées en mycologie au moment où la sexualité était définitivement admise chez certains Champignons. Les mémorables travaux de Pringsheim²⁾ venaient de préciser les détails de l'organisation des Saprologniées où Schleiden, A. Braun avaient entrevu les organes mâles et femelles. Pringsheim avait montré l'analogie de ces organes avec les oogones, les anthéridies, les oospores des Algues et leur donnait les mêmes noms. A vrai dire, il rattachait encore les Saprologniées aux Algues comme des formes décolorées comparables aux *Cuscuta* ou aux *Orobanche* parmi les Phanérogames.

De Bary³⁾, se plaçant résolument au point de vue transformiste, voit dans ces Algues incolores le terme de passage entre les Algues et les Champignons; il les réunit aux Mucorinées et aux Péronosporées sous le nom de Phycomycètes.

C'était alors l'âge d'or du transformisme. Les fervents adeptes de la foi nouvelle, sans soupçonner les innombrables inconnues du problème généalogique, dressaient candidement des tableaux de la création naturelle en soudant bout à bout les groupes circonscrits

¹⁾ Handbuch d. syst. Bot., 1901—1905.

²⁾ Jahrb. wiss. Bot., I, 1857; II, 1860.

³⁾ Morphol. u. Physiol. der Pilze, Flechten u. Mycetozen, Leipzig 1866.

d'après les anciennes méthodes. Animaux, plantes vertes, Champignons prenaient place dans la systématique phylogénétique comme des unités irréductibles. Tous les Champignons passent par la porte ouverte au niveau des Siphonées. Tout au plus de Bary élargira-t-il un peu la base du groupe des végétaux incolores pour indiquer plus spécialement les connexions des *Saprolegnia* avec les Siphonées filamenteuses, celles des Chytridinées avec les *Protococcus*.¹⁾

Les Algues étaient considérées sans discussion comme antérieures aux Champignons. Haeckel, de Bary, Sachs, Brefeld, Zopf, etc. posent en principe que les végétaux verts ont formé la population primitive de la terre. Les Algues apparaissaient donc comme les êtres les plus voisins de la souche commune des plantes supérieures, des Champignons et des animaux.

Le point faible de cette doctrine est de s'appuyer sur les origines de la vie terrestre qui nous sont inconnues et qu'il n'est pas légitime de déduire des conditions actuelles de la vie. Les Champignons qui nous entourent sont hétérotrophes comme dit Pfeffer.²⁾ Ils supposent l'existence d'autres êtres dont ils utilisent la substance, les débris ou les déchets. Les plantes vertes sont dites autotrophes, parce qu'elles semblent se suffire à elles-mêmes, être indépendantes du reste de la nature vivante. N'est-ce pas une illusion? N'est-ce pas une erreur analogue à celle du bactériologiste qui croirait cultiver des Champignons ou des Bactéries dans un milieu indépendant de la vie quand il leur fournit des aliments fabriqués par synthèse? La vie du chimiste n'est pourtant pas une quantité négligeable. Le milieu inerte dont s'accommodent les plantes vertes est remanié à tel point par les êtres vivants, que nous ne saurions préciser la mesure dans laquelle il ressemble au sol et à l'atmosphère d'une terre inhabitée. L'acide carbonique que la chlorophylle rend assimilable provient, en grande partie du moins, des animaux. Les êtres qui nous entourent sont liés par une étroite solidarité; ils vivent aux dépens et au profit les uns des autres.

Existe-t-il dans la nature actuelle des êtres se nourrissant à la façon des premiers habitants de la terre, répondant à l'idée qu'Alf. Fischer³⁾ désigne par le mot prototrophie? Nous l'ignorons. Nous pouvons seulement dire que les Nitrosomonades incolores de Winogradski revendiqueraient ce titre avec autant de raison que les Chlorophytes.

Nous devons donc renoncer aux raisons dogmatiques qui ont fait considérer les Algues comme nécessairement antérieures aux Cham-

¹⁾ Botan. Zeitung, 1881. — Vergleich. Morph. u. Physiol. d. Pilze, 1884.

²⁾ Pflanzen-Physiologie, 2. Aufl., Leipzig 1897—1904.

³⁾ Vorlesungen über Bakterien, 2. Aufl., Jena 1903.

pignons, mais à la condition de ne pas ériger en dogme l'opinion inverse.

Dans un groupe où les documents paléontologiques sont insignifiants, l'ontogénie semblait être le guide le plus précieux des spéculations phylogénétiques. Mais l'ontogénie des Champignons, que l'on a appelée parfois embryologie (tant nous sommes esclaves des formules anthropomorphiques) ne présente pas une marche régulièrement ascendante comme celle des animaux et des plantes vasculaires.

Au moment où les Phycomycètes accomplissent leur reproduction sexuée, rien n'indique que la végétation soit parvenue à ce degré supérieur d'organisation qui caractérise l'état adulte. L'oospore des *Saprolegnia* et des *Peronospora* se produit sur un thalle pareil à celui qui donne des zoospores. De Bary ne peut méconnaître l'importance des spores asexuées qui ont servi jusqu'alors à classer les Champignons. Il admet deux sortes de reproduction: 1^o une reproduction sexuée, embrassant la copulation de gamètes égaux, 2^o une reproduction asexuée, susceptible de se localiser, au cours de l'ontogénie, sur plusieurs organes différents.

Le morcellement des organes reproducteurs disséminés à plusieurs périodes de la vie leur faisait perdre cette prépondérance indiscutée que les systématiciens attribuaient aux caractères fixes du corps adulte donnant naissance à l'œuf. De Bary cherche à parer à cette difficulté en établissant une hiérarchie parmi les organes reproducteurs: il les classe en organes de fructification, de propagation et de multiplication.

De Bary paraît bien convaincu que la vraie, l'unique fructification est d'origine sexuelle. La supériorité de structure de l'appareil sporifère des Basidiomycètes ne suffit pas pour lui prouver qu'il représente la fructification de ces Champignons. Il suggère l'idée de relier les basides des Hyménomycètes aux téléutospores des Urédinées par l'intermédiaire des Trémellinées. Comme il voit dans l'écidie la vraie fructification des Urédinées, les téléutospores et les basides seraient de simples organes de propagation ayant pris une importance prépondérante.

Les organes de propagation semblent donc susceptibles de supplanter les organes de fructification. Ils alternent régulièrement, chez nombre d'espèces, soit avec les organes de fructification, soit entre eux. L'alternance de générations ainsi réalisée ne paraît pas suivre un plan régulier de développement, car, dans la même famille, elle est tantôt simple (*Endophyllum*), tantôt triple (*Puccinia*), caractérisée dans ce dernier cas par la succession des écidies, téléutospores, sporidies, sans compter les organes de multiplication tels que les urédos, dénués de rapport direct avec l'alternance de générations.

L'alternance de générations perd, dans la conception de de Bary, le sens précis que lui attachait Hofmeister.¹⁾ Sachs²⁾, tout en se rangeant à l'opinion exprimée par de Bary au sujet des générations multiples des végétaux inférieurs, pense que le cas le plus fréquent chez les Algues et les Champignons est l'alternance régulière de deux générations seulement. C'est chez les Ascomycètes qu'il trouve le type le plus net de l'alternance des générations sexuée et asexuée; le mycélium représente la première génération (génération sexuée), le réceptacle la seconde (génération asexuée). Le développement du réceptacle des Ascomycètes ressemble, dans ses traits essentiels, à celui du cystocarpe des Floridées.

Sachs³⁾ est amené par ces constatations à disloquer le bloc des végétaux incolores confondus sous le nom de Champignons. Il rattache, par exemple, les Ascomycètes à la souche des Rhodophycées, les Phycomycètes à la souche des Siphonées, et soupçonne une souche distincte, encore inconnue, pour les Basidiomycètes.

Cette conception polyphylétique du Champignon (sensu latiori) a reçu de nombreuses confirmations tirées des faits non moins que de la logique.

Zopf⁴⁾ s'en tient à l'opinion de Sachs. Ernst Haeckel⁵⁾ sépare des Mycètes dérivés des Algues les Chytridinées qu'il réunit aux Sporozoaires sous le nom de Fungilli et dont il fait des Protozoaires dérivés des Alguettes (Algetten).

Nous voyons encore autour de nous des végétaux différant seulement des divers ordres d'Algues par l'absence de pigments et susceptibles d'être envisagés comme de nouveaux venus dans le cercle des Champignons. Ludwig⁶⁾ a même traduit l'idée de cette filiation récente en nommant ces transfuges des Caenomycètes. Il invoquait l'exemple de l'*Eomyces Cricanus*, sorte de *Protococcus* incolore dont le nom générique n'est pas moins expressif. Les *Prototheca* Krüger⁷⁾ retrouvés par B. Heinze⁸⁾ n'en semblent pas éloignés.

Le *Choreocolax albus* découvert par Kuckuck⁹⁾ sur un *Rhodomela subfusca* a toute la structure d'une Floridée, bien qu'il soit d'un blanc pur. Les chromatophores font totalement défaut, même sous forme de leucoplastes. La biologie du parasite simule à tel point celle des

¹⁾ Vergleichende Untersuchungen, 1851.

²⁾ Traité de Botan.; trad. franç., 1874.

³⁾ Lehrbuch. — Flora, LXXXII, 1896.

⁴⁾ Handbuch der Botanik, IV, 1890.

⁵⁾ Systematische Phylogenie, I, Berlin 1896. — Kunstformen der Natur, 1904.

⁶⁾ Ber. deut. botan. Gesellschaft., 1894.

⁷⁾ Zopf, Beiträge zur Physiol. u. Morphol. niederer Organismen, IV. Hft., 1894.

⁸⁾ Centralbl. f. Bakt. u. Par., 1904.

⁹⁾ Sitz.-Ber. k. preuß. Ak. d. Wiss. zu Berlin, XXXVIII, 1894.

Champignons ordinaires que le *Choreocolax* produit sur l'Algue hospitière une véritable mycocécidie.

Provazek¹⁾, Karsten²⁾ constatent que les Diatomées incolores (*Synedra putrida* Cohn, *Synedra hyalina* Provazek) sont privées de chromatophores, quelles que soient les conditions de l'alimentation. Chez le *S. palea*, d'après les expériences de Miquel et de Karsten, la taille et l'intensité de coloration des chromatophores varient, mais non d'une façon définitive, selon les conditions de l'alimentation. Il y a donc des passages entre les Diatomées normales et les Diatomées incolores que Provazek nomme apochlorotiques.

Provazek rappelle aussi l'existence des Dinoflagellés (Péridiniens) sans chlorophylle, des *Haematococcus* incolores de Perly, de l'*Euglena hyalina* Ehrenberg et des *Astasia*, genre à peine distinct des Euglènes en dehors du défaut de pigments.

Zumstein³⁾ obtient expérimentalement des formes incolores d'*Euglena gracilis*. Serbinow⁴⁾ constate l'absence de pyrénoides chez le *Chlamydomonas stellata* cultivé en symbiose avec des Sapro-légniées et des Bactéries.

Il existe donc aux niveaux les plus bas de l'échelle végétale et même chez des Flagellates dont la nature végétale est mal définie, des formes achloriques mélangées aux formes vertes. Ces formes achloriques sont semblables à celles qu'on tire expérimentalement des formes vertes par disparition de la chlorophylle et des corpuscules liés généralement à la présence de la chlorophylle. Il n'est guère douteux qu'il s'agisse d'êtres apochlorotiques dérivés des chlorophytes par changement des conditions de la nutrition, comme on en connaît tant d'exemples parmi les Phanérogames.

Il semblait difficile de soutenir encore le paradoxe du monophylétisme des végétaux inférieurs incolores. Dangeard tient bravement cette gageure. Ayant posé en principe que les Champignons dérivent directement des animaux par l'intermédiaire des Chytridinées, il considère l'apparition de la chlorophylle comme un accident aussi fréquent chez les êtres inférieurs que sa disparition chez les Phanérogames. L'*Astasia* est à la base des Euglénien; le *Chilomonas* a précédé les *Cryptomonas* et le *Polytoma* est l'ancêtre des Chlamydomonadinées. Puisque certaines Algues comme les Euglénien, les Chlamydomonadinées, ont pris naissance aux dépens des Flagellés incolores, d'autres Algues, comme les Protococcacées, auraient pu provenir de Chytridiacées; par extension les différents groupes de

1) Öst. botan. Zeitschrift, 1900.

2) Flora, 1901.

3) Jahrb. wiss. Bot., XXXIV, 1900.

4) Bull. Jard. imp. bot. St. Pétersbourg, II, 1902.

Champignons pourraient être considérés comme les ancêtres des Algues.¹⁾ Le postulat placé par Dangeard à la base de son édifice phylogénétique ne semble pas appelé à lui donner une grande solidité.

La conception de Sachs reste aujourd'hui la plus probable; mais on n'est pas encore parvenu à séparer en deux lignées distinctes l'enchevêtrement de rameaux issus, soit des Algues vertes, soit des Algues rouges que l'on confond sous le nom de Champignons. Il semble plus aisé d'en distinguer les formes incolores apparentées avec les Cyanophycées: ce sont les Phycobactéries des bactériologistes. Les modifications incolores des Phaeophycées paraissent négligeables. Il existe enfin des formes confondues avec les Champignons qui se rattachent assez facilement aux animaux ainsi que nous l'indiquerons bientôt et qui seront avantageusement séparées des Champignons.

Nous avons dit que Sachs pensait trouver chez les Ascomycètes une alternance de générations comparable à celle des Floridées. On distingue assez nettement dans l'ontogénie deux phases terminées respectivement par la formation des organes considérés comme sexuels et par la formation des spores. Mais le mot générations appliqué aux Ascomycètes n'est pas très clair. Sachs remarque bien que les cellules considérées comme le siège de l'acte sexuel poursuivent leur développement en continuité avec la plante ancienne. Elles ne deviennent pas une cellule durable, reproductrice comme chez les Phycomycètes et beaucoup d'Algues. Le terme de reproduction sexuelle ne s'applique pas exactement aux phénomènes observés. Sachs s'est à demi affranchi des conceptions tirées de l'ontogénie des êtres supérieurs en admettant une génération par spores indépendante de la sexualité; mais il ne conçoit pas l'acte sexuel sans génération.

Il y a là, croyons-nous, une illusion anthropomorphique dont il importe de nous affranchir, si nous voulons comprendre l'ontogénie des Champignons.

IV.

Il faut bien comprendre, tout d'abord, que la sexualité est indépendante de la reproduction. On parle de reproduction sexuée quand on envisage l'acte sexuel comme une association de deux personnes, collaborant à former une ou plusieurs personnes nouvelles, distinctes des parents. En réalité, l'acte sexuel aboutit à une réduction; la reproduction est une multiplication.

Au lieu de créer le monde à l'image de l'Homme, considérons d'abord les Protistes dont les cellules mènent une vie indépendante et se déplacent activement dans le milieu extérieur. Chez eux, l'acte

¹⁾ Le Botaniste, 6^e à 9^e série, 1898—1906.

sexuel, loin d'être un phénomène reproducteur augmentant le nombre des êtres, réduit ce nombre de moitié. La sexualité est le phénomène le plus opposé à la reproduction; elle s'y associe souvent parce qu'elle la compense; mais tantôt elle la précède, tantôt elle la suit, tantôt elle en est plus ou moins séparée. Nous rencontrons souvent, en Biologie, de semblables connexions entre des fonctions contraires. La diastole alterne avec la systole, sans en être, ni la cause, ni la conséquence nécessaire; on ne songe pas à contester la justesse de la distinction de ces deux actes. Faisons de même pour la reproduction et la sexualité.

Les Flagellates nous montrent dans sa plus grande simplicité l'acte sexuel réduit à la fusion de deux êtres qui sont en même temps deux cellules; en sorte qu'elle y apparaît comme l'inverse de la mitose, comme l'amphimixie de Weismann, comme la mixie de Maire.¹⁾ Les gamètes sont encore de simples cellules dans la majorité des cas où l'acte sexuel est bien étudié. Sont-ils nécessairement des cellules? L'étude des Champignons permet d'en douter.

Deux Flagellates qui vont se fusionner en un seul n'offrent pas plus de différence visible que deux Flagellates qui viennent de se séparer par division d'un seul. Les forces qui font que les premiers s'attirent et que les seconds se repoussent sont indépendantes de la forme. Elles se manifestent uniquement par des déplacements convergents ou divergents auxquels ils prennent une part égale. Je désignerai l'attraction réciproque des gamètes sous le nom d'amphitactisme. L'observation n'indique nullement que les différences sexuelles soient morphologiques ou quantitatives. Les gamètes se montrent dynamiquement inverses sans être visiblement inégaux, sans paraître différents l'un de l'autre, ni différents des cellules reproductrices ni des cellules végétatives.

Les Flagellates à deux fouets sont, tantôt incolores, tantôt munis de chlorophylle pure ou associée à des pigments vert-bleu, jaune-brun ou rouges. Les premiers sont des animaux d'un type inférieur, voisin (par filiation ou par convergence) des Flagellés monotriches qui sont, comme l'a démontré Dangeard²⁾, la souche probable des Chytridinées. Les autres répondent à la définition des Algues, et même de divers ordres d'Algues, par leurs pigments variés; toutefois, malgré leur mode de nutrition qui est celui des plantes vertes, ils n'ont pas d'autre caractère végétal. Il est difficile de décider si ce sont des Archiphycées, types primitifs, intermédiaires aux animaux et aux Algues, ou des Apophycées, Algues dont les zoospores se seraient seules maintenues et affranchies des portions végétantes.

¹⁾ Congrès intern. Botan., Paris 1900.

²⁾ Ann. Sc. nat., Bot., 7^e série, IV, 1886.

Les représentants les plus simples des Algues Siphonées, qui touchent de près aux Flagellés munis de chlorophylle, montrent encore la même conformité entre les gamètes et les organes reproducteurs; mais organes sexuels et reproducteurs s'opposent à l'appareil sédentaire qui se nourrit et se développe en assimilant l'acide carbonique de l'air et qui va prendre progressivement, par son volume et par sa durée, une place prépondérante dans la vie du végétal.

Le parasitisme et le saproisitisme, en assurant la végétation hétérotrophe, rendent la vie possible malgré la disparition de la chlorophylle; dès ce degré inférieur de l'évolution végétale, nous trouvons des organismes incolores rattachés aux Champignons. Tel est le *Rhodochytrium Spilanthidis* trouvé par Lagerheim¹⁾ sur une Composée de l'Ecuador (*Spilanthus Lundii* D.C. ou espèce voisine). Ce parasite paraît fort voisin des *Phyllobium*; mais des deux pigments de l'Algue, chlorophylle et carotène, le Champignon n'a gardé que le second.

L'appareil végétatif est réduit à une vésicule d'où partent des rhizoïdes. De cette vésicule sortent des corps à 2 fouets terminaux qui se fixent de nouveau, soit isolément, soit après s'être fusionnés deux à deux. On n'a pas saisi la différence qui fait que les uns se comportent comme organes reproducteurs (zoospores), les autres comme organes sexuels (zoogamètes). Mais il est évident que les gamètes sont plus voisins des zoospores que le produit de leur fusion qui est déjà un appareil végétatif.

L'agilité des zoogamètes et des zoospores du *Rhodochytrium* est indépendante de leur rôle sexuel ou reproducteur, puisqu'elle est assurée par une organisation identique à celle qui assure les fonctions nutritives et motrices, toute la vie active des Flagellates.

Ce caractère animal est rare chez les Champignons et ne se manifeste qu'à une période restreinte de la vie dans les organes reproducteurs des Phycomycètes. Nous étudierons au chapitre de la Reproduction les indications systématiques qu'il fournit.

Dans les organes sexuels morphologiquement différenciés, il devient l'apanage de l'élément mâle, du spermatozoïde. Le spermatozoïde n'est connu, chez les Champignons, que dans le genre *Monoblepharis*.

L'agilité du spermatozoïde n'est pas un caractère sexuel. C'est une fonction animale de l'élément mâle déterminée par les relations du corps vivant avec le milieu extérieur. La sexualité, au contraire, et la reproduction sont des actes intimes de la vie de l'être même. Si elles ne sont pas absolument affranchies des contingences extérieures actuelles, c'est qu'il n'y a rien d'absolu en biologie et que l'être ne peut se concentrer ou s'épanouir, se combiner avec d'autres êtres ou

¹⁾ Botan. Zeitung, LI, 1893.

se partager en êtres multiples sans impressionner son milieu. Mais dans la mesure où les formules peuvent être exactes, il est permis de dire que la sexualité, comme la reproduction, est une propriété intrinsèque de l'être vivant; la motilité, comme la nutrition, en est une propriété extrinsèque, un caractère déterminé par le milieu, un caractère écologique au sens d'Ernst Haeckel.

Ce caractère animal ne paraît pas être une propriété acquise par le spermatozoïde en tant qu'organe sexuel. C'est plutôt un caractère primitif, qui s'est maintenu dans l'un des éléments vivants où s'est localisée la sexualité, tandis que l'immobilité végétative liée à la nutrition envahissait les autres parties du corps.

Le caractère animal des cellules flagellées persiste chez les végétaux les plus indiscutés, par exemple dans les spermatozoïdes des Ptéridophytes et des Gymnospermes. La limite des deux règnes n'est pas tranchée; les caractères animaux se combinent souvent avec des caractères végétaux; la distinction entre l'animal et le végétal devient surtout une affaire d'appréciation quantitative.

Tandis que les caractères animaux persistaient, se perfectionnaient peut-être, dans le gamète mâle qui finit par faire tout le chemin partagé primitivement dans l'amphitactisme, les caractères végétaux s'exagèrent dans le gamète femelle. Tandis que le gamète mâle devient plus agile en restreignant ses fonctions trophiques, l'élément femelle devient plus spécialement un organe de nutrition, accumulant les recettes alimentaires supérieures aux dépenses de son activité restreinte, entassant les réserves, assurant la conservation du corps pendant les périodes défavorables.

Ces fonctions nutritives du gamète femelle sont indépendantes de la localisation sexuelle dont il est le siège, comme les fonctions motrices sont indépendantes de la sexualité du spermatozoïde. Ce sont des caractères écologiques, des fonctions extrinsèques combinées avec la sexualité au cours de l'évolution. Le dimorphisme sexuel résultant de cette combinaison est secondaire et inégalement fixé dans la nature actuelle. Il faut surtout se garder de prendre à la lettre le mot fécondation, fondé sur les apparences de la sexualité chez les êtres supérieurs, où l'on a cru voir la force d'un côté, la matière de l'autre, la fonction reproductrice chez la femelle, un simple rôle excitateur chez le mâle.

Le gamète femelle sédentaire devient souvent un organe reproducteur, une spore (oospore) dont la membrane évoque trop facilement le souvenir de la coquille de l'œuf de Poule; mais la fonction reproductrice est rendue possible par son rôle accessoire dans la nutrition, autant que par son rôle essentiel dans la sexualité. La reproduction s'accomplit en l'absence d'union sexuelle dans les cas de parthénogenèse signalés par de Bary chez le *Chara crinita*, par

Schaw¹⁾ et Nathanson²⁾ chez les *Marsilea*, par Klebs³⁾ et Davis⁴⁾ chez les Algues, dans les azygospores si fréquentes chez les Saprolégniées, les Mucorinées, les Entomophthorées. Inversement l'acte sexuel n'entraîne pas nécessairement la reproduction chez les Champignons, où nous le verrons diffus, mal localisé, mal séparé des fonctions végétatives.

La sexualité réductrice, la reproduction multiplicatrice, manifestations de l'activité intrinsèque de l'être, la motilité et la nutrition, manifestations des rapports de l'être avec le milieu extérieur sont, au même titre, des actes de la vie. Ces actes sont étroitement enchaînés, intimement enchevêtrés les uns avec les autres.

Les besoins de l'analyse ne doivent pas nous faire oublier que la sexualité, aussi bien que la reproduction, dépend de la végétation; mais ils exigent que nous décrivions séparément les diverses manifestations de la vie et les détails d'organisation relevant plus spécialement de chacune d'elles.

Nous allons donc étudier successivement, dans leurs rapports avec la systématique, 1^o la sexualité, 2^o la reproduction, 3^o la végétation chez les Champignons. Tel sera l'objet des trois dernières parties de cette étude.

Deuxième partie.

La sexualité.

Sommaire. — Ch. 2. Essence dynamique de la sexualité. — Ch. 3. Conséquences morphologiques extérieures de la sexualité. Dimorphisme sexuel et dimorphisme gamoïde. — Ch. 4 à 9. Localisations cytologiques de la sexualité. — Ch. 4. Indices cytologiques en général. — Ch. 5. Evolution nucléaire dans les organes sexuels et exocaryogamie. — Ch. 6. Endocaryogamie. — Ch. 7. Pluralité des caryogamies. — Ch. 8. Evolution des chromosomes. — Ch. 9. Cytogamie.

Chapitre II.

Essence dynamique de la sexualité.

Les expériences de Blakeslee sur les Mucorinées nous permettent de concevoir des différences sexuelles réduites à des propriétés phy-

¹⁾ Botanical Gazette, 1897.

²⁾ Ber. deut. bot. Gesellsch., 1900.

³⁾ Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen, 1896.

⁴⁾ Annals of Botany, 1896.

siques d'attraction réciproque, indépendantes de la forme visible et même de la localisation stricte sur un élément circonscrit, tel qu'une cellule ou un noyau. En d'autres termes, la sexualité est hétérogame par définition; mais cette hétérogamie est essentiellement dynamique et constamment dynamique, tandis que l'hétérogamie morphologique est une conséquence habituelle, mais non nécessaire, de l'hétérogamie dynamique. L'hétérogamie morphologique est très intéressante à constater; elle fournit des données taxinomiques d'autant plus précieuses qu'elle présente tous les degrés et que son absence cesse d'être une illusion. Nous devons donner quelques détails sur les découvertes mycologiques d'où se dégage cette conception nouvelle de la sexualité.

1° Nous examinerons la différenciation dynamique des sexes chez les Mucorinées. 2° Nous indiquerons comment la question se pose chez d'autres Champignons. 3° Nous étudierons l'ontogénie de la différenciation dynamique des sexes.

I.

C'est chez une Mucorinée (*Sporodinia Aspergillus*) qu'Ehrenberg observa pour la première fois, en 1820, l'existence, dans le groupe des Champignons, d'un organe comparable aux organes sexuels en ce que deux filaments s'unissent et forment au point de contact un organe conservateur. Mais dans le *Sporodinia* rien n'indique une différence sexuelle, car les deux éléments qui se conjuguent sont égaux, de forme semblable et proviennent des deux branches de bifurcation égale d'un même rameau. On ne distingue donc un sexe de l'autre ni dans les gamètes, ni dans les ramifications qui les fournissent et qui procèdent de la même plante.

Lorsque de Bary¹⁾ constitua l'ordre des Phycomycètes par la réunion des Mucorinées aux Saprologéniées et aux Péronosporées qui ont également un thalle siphonné et des organes beaucoup plus directement comparables aux organes sexuels des Algues vertes, il n'attacha qu'une valeur secondaire à la différenciation sexuelle visible, puisqu'il homologua les organes d'où procèdent les zygospores avec les organes d'où procèdent les oospores. Van Tieghem admit que la différenciation sexuelle existait même chez les Mucorinées, où les gamètes présentent parfois une certaine inégalité et procèdent souvent de thalles distincts.

Il traduit clairement sa pensée²⁾ en substituant le nom d'Oomycètes à celui de Phycomycètes, tandis que Brefeld³⁾ accentue la

¹⁾ Morphologie u. Physiologie der Pilze, Flechten u. Myxomyceten, Leipzig, Engelmann, 1866.

²⁾ Traité de Botanique, 1884.

³⁾ Botan. Untersuchungen üb. Schimmelpilze, I, 1872.

démarcation en créant, à côté des Oomycètes, un groupe des Zygomycètes auquel il attribue une origine phylogénétique distincte.

Plus récemment Van Tieghem¹⁾ semble maintenir son point de vue en assignant aux Mucorinées une place dans son système oologique; mais, en les plaçant parmi les Isogames, il les écarte des Péronosporinées beaucoup plus que ne le faisait Brefeld.

Quoique déconcertante à première vue, l'idée de Van Tieghem paraît justifiée en ce qui concerne les Mucorinées.

Nous avons signalé en 1886²⁾ sous le nom de *Mucor heterogamus* une espèce qui est devenue le type du genre *Zygorhynchus*.³⁾ Les deux branches copulatrices y procèdent d'un même filament comme chez les *Sporodinia*; mais elles sont constamment inégales et la différence se poursuit dans les segments qui s'en séparent pour fournir une zygospore. Malgré cette apparence d'hétérogamie qui rappelle celle des *Pythium* ou des *Peronospora* et que nous avons indiquée dans le nom de l'espèce, nous n'avons trouvé aucune indication d'une différence qualitative commexe de la différence d'origine, de taille et de forme des gamètes et nous avons dès lors émis l'opinion qu'il n'existe pas plus de différence sexuelle visible chez les *Zygorhynchus* que chez les *Sporodinia* et que les inégalités des deux éléments qui s'anastomosent marquaient plutôt un passage vers les azygospores que vers les organes différenciés en mâles et femelles.

Les brillantes découvertes de Blakeslee sont venues récemment jeter une vive lumière sur ces questions obscures, en démontrant que, chez les Mucorinées, la différence qualitative entre les sexes est d'autant plus profonde et exige d'autant plus impérieusement l'union des organes sexuels que les différences quantitatives morphologiques sont moindres. C'est là une révélation dont on comprendra la portée pour expliquer l'essence même de la sexualité qui, jusqu'à présent, avait été appréciée surtout d'après les différences immédiatement visibles.

Dans un premier Mémoire, Blakeslee⁴⁾ signale douze espèces hétérothalliques, c'est-à-dire présentant deux sortes de thalles dont l'association est nécessaire pour fournir des zygospores. Ce sont des représentants des genres *Mucor*, *Rhizopus*, *Phycomyces*, *Absidia*. Dans ces différentes espèces, Blakeslee ne trouve aucun caractère distinctif visible entre les cellules qui se conjuguent ni entre les rameaux ou suspenseurs qui les fournissent. Van Tieghem avait cru d'abord trouver un indice de différenciation sexuelle dans le renflement inégal des suspenseurs chez le *Rhizopus nigricans* et dans l'apparition plus

¹⁾ Annales Sc. nat., Bot., 8^e série, XIV, 1901.

²⁾ Bull. Soc. Bot. France, XXXIII, 1886.

³⁾ Bull. Soc. mycol. France, XIX, 1903.

⁴⁾ Proc. Amer. Acad., août 1904.

ou moins précoce des excroissances ramifiées ou fulcres sur chaque suspenseur d'une zygospore de *Phycomyces nitens*. Cette opinion, à laquelle l'auteur semble avoir renoncé depuis qu'il considère les Mucorinées comme isogames, doit être définitivement abandonnée. C'est en effet tantôt un thalle, tantôt l'autre, qui fournit le suspenseur le plus renflé chez le *Rhizopus* ou les fulcres les plus précoces chez le *Phycomyces*.

La distinction des sexes, impossible par l'examen des cellules qui se conjuguent et de leurs supports immédiats, est parfois indiquée par de légères différences de dimensions, de couleur ou de précocité des appareils reproducteurs indépendants des zygospores (sporangies ou mieux sporocystes); mais ces différences sont inconstantes chez le *Mucor Mucedo* et il a été impossible d'en apercevoir la moindre trace chez le *Rhizopus nigricans*.

Et pourtant les thalles dont la collaboration est nécessaire à la formation des zygospores sont certainement de sexes différents, car les divers thalles qui peuvent donner des zygospores grâce à l'intervention d'un autre thalle sont incapables de réaliser entre eux une union efficace. Nous avons donc sous les yeux deux sexes qui n'offrent aucun des caractères morphologiques ou physiologiques auxquels nous distinguons un mâle d'une femelle. Tout ce que nous pouvons dire: c'est qu'ils sont de nom contraire: ce que Blakeslee exprime par les signes (+) et (—). L'attribution première du signe (+) a été basée sur la vigueur plus grande des exemplaires de l'une des sortes chez certains *Mucor*; mais il est entendu que nous ignorons quel est le sexe fort. Il était difficile a priori de savoir si le thalle (+) d'une espèce avait le même sexe que celui auquel le même signe était attribué plus ou moins arbitrairement dans une autre espèce. La distribution des signes était particulièrement aléatoire quand, comme chez le *Rhizopus nigricans*, on ne saisit aucune caractéristique des (+) ou des (—) en dehors de la propriété même de former ensemble des zygotes. Blakeslee a tourné la difficulté en mettant successivement en présence les deux sexes indéterminés d'une espèce avec un thalle de signe connu d'une espèce différente ou inversement en plaçant des échantillons du thalle à définir en présence de (+) ou de (—) d'une espèce étalon. L'affinité sexuelle des thalles de noms contraires s'est révélée par l'émission de progamètes qui ont cheminé l'un vers l'autre et se sont soudés. De chacun s'est isolé un segment terminal qui a revêtu certains caractères propres aux zygotes de son espèce.

Ce phénomène a été considéré comme un début d'hybridation; mais on n'a pas obtenu la reproduction d'une nouvelle personne combinant les caractères des parents; on n'a même pas obtenu de zygospores hybrides, mais des doubles azygospores ayant chacune les

caractères de son générateur. Le mot hybride n'est donc pas applicable ici dans son acception courante. On observe seulement le phénomène essentiel de l'acte sexuel dégagé de ses conséquences reproductrices et cytologiques.

Lorsqu'on met en présence des thalles (+) et des thalles (—) de *Mucor Mucedo*, on voit naître des hyphes de calibre intermédiaire entre les filaments nourriciers et les tubes sporifères; ils s'en distinguent en outre par l'absence d'héliotropisme. Ce sont les hyphes zygophoriques. Ces hyphes exercent l'une sur l'autre une sorte d'attraction mutuelle, cas particulier de l'amphitactisme que Blakeslee nomme zygotactisme. Elles se rapprochent graduellement et s'unissent, soit par leurs extrémités, soit, plus souvent, en émettant latéralement, en face l'une de l'autre, deux protubérances claviformes qui se soudent l'une à l'autre et deviennent des progamètes.

Le zygotactisme s'exerce de même entre les thalles de noms contraires de deux espèces et aboutit au moins à la constitution de progamètes qui se soudent; plus rarement une cloison isole l'extrémité du suspenseur. On a obtenu ainsi une attraction sexuelle entre *Phycomyces nitens* (+) et *Mucor Mucedo* (—), entre *Phycomyces* (—) et *Mucor* (+); mais jamais on ne constate d'affinité entre (+) et (+) ni entre (—) et (—), qu'il s'agisse d'une même espèce ou d'espèces différentes.

Il existe également des Mucorinées homothalliques, c'est-à-dire des espèces où l'on connaît une seule sorte de thalle suffisant à la production des zygospores. Un seul thalle cumule les propriétés du sexe (+) et du sexe (—), car il est susceptible de révéler ses affinités sexuelles aussi bien avec les formes (—) qu'avec les formes (+) des espèces hétérothalliques. Ce n'est donc pas un thalle neutre, mais un thalle bisexué ou (+ —). Les qualités (+) et (—) se séparent seulement dans les branches copulatrices (progamètes de Blakeslee) qui manifestent le zygotactisme, signe habituel de l'affinité sexuelle.

Les progamètes et les gamètes qui s'en séparent peuvent être aussi semblables entre eux que chez les Mucorinées homothalliques: tel est le cas chez le *Sporodinia* et le *Spinellus rhombosporus* (*Mucor fusiger* Link). On remarque pourtant chez ces espèces typiquement isogames de fréquents spécimens à gamètes inégaux et tous les passages vers l'apogamie complète réalisée par la production des azygospores où l'organe conservateur se produit sur un rameau isolé sans l'intervention d'une branche conjointe. La fonction reproductrice qui d'habitude suit la conjugaison en est alors complètement distincte.

Chez d'autres homothalliques, l'inégalité des branches copulatrices devient habituelle et l'hétérogamie morphologique s'y trouve remar-

quablement réalisée. Tel est le cas chez les *Dicranophora fulva*, *Zygorhynchus heterogamus* et *Z. Mølleri*.

Les gamètes de même taille et de même forme y sont tout à fait exceptionnels; mais les azygospores s'y rencontrent. Ainsi la forme que j'ai décrite sous le nom de *Mucor neglectus*¹⁾ n'est autre que le *Zygorhynchus heterogamus* apogame. On observe aussi des azygospores chez le *Z. Mølleri*. L'hétérogamie apparaît donc comme un acheminement vers la suppression de la sexualité chez les Mucorinées. Blakeslee ne l'a constatée chez aucune espèce hétérothallique.

L'homothallisme et l'hétérothallisme peuvent être réalisés dans des espèces très voisines. Le genre *Rhizopus* en fournit de bons exemples, même parmi les formes longtemps confondues sous le nom de *Rhizopus nigricans* considéré comme synonyme de *Mucor stolonifer*. C'est chez une espèce répondant à la diagnose morphologique du *Rhizopus nigricans* (et que nous n'avons aucun moyen de séparer du type) que Blakeslee a élucidé de la façon la plus complète les propriétés des espèces hétérothalliques. C'est aussi sous le nom de *Rhizopus nigricans* que Boleslas Namyslawski²⁾ décrivait récemment une espèce qui a tous les traits des Mucorinées homothalliques. Il obtient en effet des zygospores dans des cultures partant d'une seule spore. Or cette espèce présente une tendance marquée à l'hétérogamie exprimée, non seulement par l'inégalité et le dimorphisme des suspenseurs, mais aussi par la différence des gamètes qui va jusqu'à la production des zygospores rostrées comme chez les *Zygorhynchus*, à l'avortement d'un des gamètes et à la formation de doubles azygospores ou d'azygospores isolées.

Les conditions de l'apparition des azygospores sont donc bien différentes de celles qu'on était porté à admettre tant que l'on mesurait la différenciation sexuelle à l'hétérogamie morphologique. En 1875, Van Tieghem³⁾ s'exprimait ainsi: „Une parthénogenèse locale et accidentelle comme celle des *Spinellus* et des *Sporodimia* se produira toutes les fois que la différence sexuelle sera assez faible pour pouvoir être localement compensée par l'appareil végétatif. Enfin si la différence sexuelle est plus profonde et s'accuse au dehors par quelque caractère frappant, la compensation ne pouvant plus avoir lieu par l'appareil végétatif exigera toujours pour s'opérer le mélange direct de deux corps différenciés, c'est-à-dire l'acte fécondateur. Aussi ne trouve-t-on pas d'œufs nés sans conjugaison, pas d'azygospores, chez les *Phycomyces* et les *Rhizopus* où la différence sexuelle est plus profonde et mieux marquée.“

¹⁾ Bull. Soc. Sc., Nancy 1886.

²⁾ Bull. Ac. Sc. Cracovie, juillet 1906.

³⁾ Annales Sc. nat., Bot., 6^e série, I, 1875.

Van Tieghem voyait donc dans la formation des azygospores une sorte d'autogamie possible quand la différence sexuelle est assez faible pour qu'un sexe n'apporte rien à l'autre que celui-ci ne soit susceptible de fournir lui-même, impossible quand les deux sexes sont visiblement différents.

Mais les expériences de Blakeslee prouvent que la différence sexuelle la plus profonde n'est pas la mieux marquée. Les apparences extérieures qui semblaient la signaler chez les *Phycomyces* et les *Rhizopus* hétérothalliques sont illusoires et sans rapport avec la sexualité. La ressemblance apparente des sexes chez les *Spinellus* et *Sporodinia* est au contraire inconstante dans ces deux genres ainsi que dans l'espèce homothallique de *Rhizopus* étudiée par Namyskowski¹⁾; elle est très rarement réalisée dans des genres voisins homothalliques comme eux, tels que *Dicranophora*, *Zygorhynchus*. L'intervention de l'appareil végétatif dans la production des azygospores est bien réelle comme l'avait reconnu Van Tieghem; mais elle ne compense nullement l'acte sexuel; elle nous montre au contraire que la formation de l'organe conservateur des Mucorinées, comme celle des sclérotés ou des tubercules, est une fonction purement végétative, trophique, qui s'est d'abord perfectionnée par son association à l'acte sexuel, dans la formation des zygosporés, mais qui s'en dégage entièrement dans la formation des azygospores.

Pour Blakeslee, les formes hétérothalliques à sexes nettement séparés et à conjugaison nécessaire malgré l'absence de différenciation sexuelle morphologique sont le type prédominant et primitif chez les Mucorinées. Les formes homothalliques sont un type exceptionnel et dérivé. L'inégalité des gamètes est ici le résultat d'une tendance de l'un d'eux à l'avortement, tendance qui mène à la disparition des zygosporés et à la formation fréquente des azygospores ou d'autres organes conservateurs sans connexion avec l'acte sexuel. Ces formes homothalliques sont les seules observées chez les Mucorinées qui vivent aux dépens des grands Champignons, telles que les *Dicranophora*, *Sporodinia*, *Spinellus*. C'est un indice de plus de leur situation systématique subordonnée et dérivée. J'ai signalé²⁾ un fait qui pouvait à première vue être exploité contre la théorie de Blakeslee.

Des *Mycena* de Zehlendorf près de Berlin, qui m'avaient été obligeamment communiqués par le Dr. Sydow, étaient envahis par des *Spinellus chalybeus* portant des zygosporés. L'hétérogamie morphologiquement excessive n'avait rien d'insolite, puisqu'elle est fréquente chez le *Sp. rhombosporus* et habituelle chez les *Dicranophora* qui s'y

¹⁾ loc. cit.

²⁾ Annales mycologici, I, 1903.

rattachent aussi bien par leurs caractères systématiques que par leur habitat et leur mycophagie.

Mais la petite branche copulatrice provenait d'un thalle délicat contrastant avec les filaments robustes qui fournissaient le gros progamète. Il s'agissait donc vraisemblablement d'une zygospore d'origine hétérothallique. Un nouvel envoi de M. Sydow me permit de constater que les *Mycena* de Zehlendorf hébergeaient, en même temps que le *Spinellus chalybeus*, des *Sp. macrocarpus* qui ont un thalle plus fin et des spores plus grandes, analogues à celles d'où partait le thalle qui fournissait aux zygospores le petit progamète.¹⁾

Les zygospores hétérogames paraissent donc être le produit de l'union du *Spinellus chalybeus* avec le *Sp. macrocarpus*. Ma première pensée fut que ces deux *Spinellus* représentaient la forme (+) et la forme (—) d'une même espèce. Mais cette hypothèse devient improbable si l'on considère que jamais on n'a trouvé de différences aussi profondes dans les thalles et dans les appareils sporifères des formes (+) ou (—) d'une même espèce hétérothallique. Je m'arrêterai plutôt à l'explication suivante: La sexualité ou du moins l'exogamie en voie d'extinction chez le *Spinellus rhombosporus* disparaît presque complètement chez les *Spinellus macrocarpus* et *chalybeus* qui s'y relient d'ailleurs assez étroitement. La première espèce est souvent apogame, les deux autres sont habituellement agames. Mais les affinités sexuelles peuvent encore être réveillées par l'excitation réciproque des thalles des deux espèces.

Je ne me crois toutefois pas autorisé à considérer l'organe conservateur qui se développe à la suite de ce rapprochement sexuel comme une zygospore hybride. N'ayant observé que des progamètes très jeunes probablement abortifs et des spores à peu près mûres, il ne m'a pas été possible de savoir si le *Spinellus macrocarpus* séparait un gamète; il semble plutôt que le *Spinellus chalybeus* fait tous les frais de l'élaboration de l'organe conservateur. Il pourrait donc s'agir d'une azygospore de *Sp. chalybeus* se formant à la suite de l'excitation sexuelle du *Sp. macrocarpus*. Je n'ai pas obtenu de germination des azygospores, ni pu mettre en présence les *Sp. macrocarpus* et *chalybeus* vivants. La question est intéressante et je la signale aux mycologues qui possèderaient les matériaux nécessaires pour la résoudre à l'aide de la méthode expérimentale qui a fourni à Blakeslee des résultats si nets et si imprévus.

II.

En dehors des Mucorinées nous manquons de renseignements sur les différences biologiques qui pourraient exister entre les thalles

¹⁾ Annales mycologici, II, 1904.

morphologiquement semblables d'où procèdent des isogamètes. Les Entomophthorées mériteraient d'être étudiées à ce point de vue, car elles présentent de grandes analogies, du moins dans les apparences extérieures, avec les Mucorinées, ainsi que l'établissent les descriptions de Brefeld¹⁾ sur les *Conidiobolus*, de Thaxter²⁾, de Riddle³⁾ etc. sur les *Entomophthora* et les *Empusa*.

Les différences morphologiques et les caractères mâle et femelle sont en général bien marqués chez les autres Champignons siphonés.

Chez les Champignons cloisonnés, nous voyons souvent les articles d'abord séparés s'aboucher secondairement sans qu'on sache rien des changements physiques qui poussent les protoplasmes à s'attirer réciproquement après s'être disjoints. L'attraction ressemble plus directement à l'amphitactisme sexuel quand deux filaments s'inclinent l'un vers l'autre.

On s'est particulièrement occupé des cas où ces unions de filaments sont en connexion plus ou moins étroite avec la sporogenèse, par suite du préjugé de la reproduction sexuelle. Chez les Ascomycètes, les Ustilaginées, divers Hyphomycètes, l'anastomose se fait entre les spores elles-mêmes ou les filaments qui en sortent. Il en est de même chez certaines Levures étudiées par E. Ch. Hansen.⁴⁾ Ces abouchements de protoplasmes n'ont rien de commun avec la formation des spores qui les précède, à moins que l'on n'admette avec Guilliermond⁵⁾ que la conjugaison préparatoire soit reportée, par un simple retard évolutif, au moment de la germination. Cette explication est superflue si l'on voit dans la sexualité et la reproduction deux actes primitivement indépendants.

Les rapports de ces unions avec l'acte sexuel défini des Phycomycètes et des Plantes supérieures sont moins contestés chez les *Zygosaccharomyces* et les *Schizosaccharomyces*, genres dont le premier ressemble aux Levures par sa végétation bourgeonnante. Le *Zygosaccharomyces Barkeri*, découvert par Barker⁶⁾, nommé par Saccardo et Sydow, étudié en détail par Guilliermond⁷⁾ fusionne deux globules semblables et le sac issu de la fusion forme des spores dans son intérieur. Il est improbable que l'hétérothallisme soit de beaucoup antérieur à l'individualisation des thalles unicellulaires fonctionnant comme gamètes; il serait toutefois indiqué d'isoler une spore et de

¹⁾ Bot. Untersuchungen, VI, 1884.

²⁾ Memoirs of the Boston Soc. of Nat. History, IV, 1888.

³⁾ Amer. Ac. of Arts and Sc., XII, 1906.

⁴⁾ C. r. Labor. Carlsberg, 1892.

⁵⁾ Revue gén. de Botan., XVII, 1905.

⁶⁾ Trans. Roy. Society London, 1901.

⁷⁾ Rev. gén. Botanique, XVII, 1905.

s'assurer que ses descendants ne sont pas tous de même signe et dépourvus d'affinité sexuelle entre eux.

Dans le genre *Schizosaccharomyces*, Schiönnning¹⁾ a constaté que le sac à spores, analogue au précédent, provient de la conjugaison de deux cellules-sœurs encore contiguës au début de la fusion. Les caractères (+) et (—) qui provoquent l'attraction sexuelle se révèlent donc immédiatement avant la fusion.

La principale objection qu'on pourrait faire à l'interprétation de ces diverses fusions cellulaires comme manifestations de la sexualité, c'est que l'union n'est pas toujours binaire. Hansen²⁾, confirmé par Guilliermond qui apporte l'appoint de minutieuses études cytologiques dont nous nous occuperons plus loin, remarque parfois, chez le *Saccharomyces Ludwigi*, la fusion de 3 ou 4 spores ensemble. On serait tenté de faire rentrer cette exception dans la règle en supposant que deux gamètes de même nom ont été simultanément attirés par un gamète de nom contraire.

Il est possible aussi que des protoplasmes à peu près neutres au point de vue sexuel se différencient de façon à s'attirer ou à se repousser sous l'influence des actions extérieures incapables de modifier les propriétés intrinsèques des éléments sexuels hautement différenciés. Dangeard³⁾ a voulu réduire la sexualité à une fonction trophique. C'est une exagération. La nutrition n'est pas, comme l'amphimixie sexuelle, une pénétration réciproque d'éléments équivalents: c'est, avant tout, une transformation d'éléments étrangers par leur nature comme par leur origine, qui différaient de la matière vivante et lui sont assimilés, qui l'augmentent ou en régénèrent les portions dégradées.

Ainsi que le remarque justement Ernst Haeckel, les organismes les plus élémentaires que l'on puisse concevoir: Protistes, Monères ou même, — si l'on veut exclure le caractère défini de la forme et des dimensions —, Plassons amorphes et illimités ont une structure moléculaire prodigieusement complexe et s'assimilent des molécules d'une grande simplicité. Selon l'hypothèse de Bütschli, les organismes primordiaux incorporaient des substances à peu près semblables à eux, mais non identiques. C'est cette différence, si faible soit-elle, qui les distingue des corps inertes qui ne se nourrissent pas.

Dangeard lui-même est bien près d'en convenir, car il vient d'avouer⁴⁾ que sa théorie de l'autophagie primitive, base de sa phylogénie, exige qu'on fasse abstraction de l'assimilation possible des principes minéraux qui venait compléter comme aujourd'hui la nutrition générale.

¹⁾ C. r. Labor. Carlsberg, IV, 1895.

²⁾ C. r. Labor. Carlsberg, XXX, 1901.

³⁾ Le Botaniste, 6^e série, 1898; 9^e série, 1906.

⁴⁾ Revue des Idées, 15 janv. 1907.

Il faut retenir de la théorie de Dangeard que l'attraction sexuelle où nous voyons un type de propriété intrinsèque des plasmas vivants n'est pas absolument indépendante des influences étrangères à ces plasmas.

On connaît des fusions dans lesquelles deux ou plusieurs filaments, primitivement indifférents, sont rapprochés, grâce à leur convergence commune vers une source extérieure qui met simultanément en jeu leur irritabilité chimiotactique. C'est ainsi du moins que nous croyons devoir expliquer les fusions multiples observées par Woronin¹⁾, puis par Woronin et Nawaschin²⁾ à la germination des conidies des *Sclerotinia*. Les tubes germinatifs se développent aux dépens des conidies jusqu'à ce qu'ils aient atteint les ovules qui nourriront le parasite. Si le style à traverser est court et la spore robuste comme chez le *Sclerotinia megalospora* du *Vaccinium uliginosum*, il n'y a pas de fusion; si les spores, petites comme celles du *Sclerotinia heteroica*, germent sur le stigmate d'une fleur à long style comme celle du *Ledum palustre*, les tubes s'associent pour fournir un filament capable d'atteindre la cavité ovarienne.

Les influences trophiques se manifestent non moins clairement dans les fusions facultatives, simples ou multiples, des spores ou des tubes germinatifs, dont les conditions ont été précisées notamment chez les Ustilaginées par Brefeld et plus récemment par Harper.³⁾

La sexualité, propriété intrinsèque de la matière vivante, sans se confondre avec la nutrition qui en est une propriété extrinsèque, se combine donc parfois avec elle et, si l'on n'y prend garde, on risque d'attribuer à l'une ce qui appartient à l'autre. Il ne faut pas oublier qu'à ses degrés inférieurs qui confinent à la neutralité, le sexualité ne s'accompagne pas d'une différenciation éclatante comme l'acte sexuel défini dans le temps et dans l'espace, préparant la reproduction, nécessairement unique dans l'ontogénie, dont nos conceptions anthropomorphiques dotent gratuitement tout les êtres vivants.

III.

L'affinité sexuelle paraît s'éteindre par la fusion des gamètes à laquelle aboutit la combinaison des protoplasmes (+) et (—). Elle fournit théoriquement un protoplasme neutre. Ce mot neutre ne doit pas suggérer l'idée d'un équilibre, d'un ralentissement d'activité, pas plus que les signes (+) et (—) n'indiquent de différences quantitatives. Au contraire, le zygote n'est ni (+) ni (—) parce qu'il est supérieur

¹⁾ Mém. Ac., St. Petersbourg 1895.

²⁾ Zeitschrift Pflanzen-Krankh., VI, 1896.

³⁾ Trans. of Wisconsin Ac. of Sc. Arts and Lett., XII, 1900.

à (+) comme à (—). Il jouit de la plénitude de la vie; il est d'autant plus apte à la différenciation qu'il est moins différencié. L'activité à son déclin, avant de faire place à la stabilité, à l'inertie, reçoit une nouvelle impulsion. L'irritabilité est réveillée par la stimulation réciproque des protoplasmes chargés d'énergie qui entrent en conflit jusque dans leurs parties les plus intimes. La composition des forces (+) et (—) porte la vie à son apogée.

Le protoplasme complet dans le zygote s'affaiblit à mesure qu'il exerce son activité sur le monde ambiant tout en augmentant de masse et en se multipliant en éléments connexes ou en individus disjoints. Il arrive un moment où son énergie fait appel à une autre énergie, où l'affinité sexuelle se réveille en lui ou du moins dans certaines parties issues des divisions répétées du zygote.

Un même zygote donne, parmi les nombreuses générations complètes comme lui et se suffisant à elles-mêmes, soit uniquement des protoplasmes (+) soit uniquement des protoplasmes (—), soit un mélange de (+) ou de (—). En d'autres termes, les séries d'éléments biologiques tantôt dispersées, tantôt réunies en un même individu qui proviennent de chaque zygote, aboutissent à des éléments sexués. Ceux-ci sont tous de même signe et la série est unisexuée, ou bien ils sont en partie (+) en partie (—) et la série est bisexuée.

Cette différenciation dynamique s'accompagne ou ne s'accompagne pas de différences morphologiques. Chez les séries unisexuées, les modifications accessoires peuvent être assez précoces pour que l'on ait l'illusion de zygotes mâles et femelles; mais la différence sexuelle ne peut être démontrée sûrement que dans les protoplasmes qui sont attirés par des protoplasmes de nom contraire.

Tandis que les Infusoires ciliés sont généralement bisexués, d'autres Protozoaires sont nettement de signes contraires sans présenter de différences sexuelles bien accusées dans la forme et la structure et sans affecter respectivement de différenciations spécialement trophiques ou spécialement locomotrices. Tel est par exemple le *Trypanoplasma Borrelî* étudié par Keysselitz.¹⁾

Chaque zygote qui est chez cette espèce un élément actif et mobile (oocinète des auteurs ou mieux zygoocinète) est donc le point de départ d'une série (+) ou d'une série (—) sans compter les zygotes qui donnent des produits indéfiniment neutres.

Ces Protozoaires sont sexuellement très analogues aux Mucorinées hétérothalliques.

Blakeslee²⁾ a suivi la germination des zygosporés chez plusieurs Mucorinées. Chez le *Mucor Mucedo* hétérothallique, la ségrégation des

¹⁾ Arch. Protistenkunde, VII, 1906.

²⁾ Ann. mycol., IV, 1906. — Science, XXIV, 1906.

sexes est achevée quelque temps avant la formation des spores légères et le sporocyste précoce qui naît sur le tube germinatif de la zygosspore et en utilise tout le protoplasme, renferme des spores qui toutes donneront des thalles de même signe (ou du moins pas de thalles de signes contraires, quelques-uns n'ayant pas fourni de gamètes).

La zygosspore de *Mucor Mucedo* paraît donc être unisexuée comme le zygote mobile de *Trypanoplasma*. Nous disons „paraît“ puisque le produit de la conjugaison ne manifeste, ni dans un cas ni dans l'autre, la capacité de contracter une nouvelle union. Ce sont ses descendants qui manifestent leur affinité sexuelle toujours dans le même sens. Le zygote possède-t-il lui-même à l'état latent un excédent d'énergie provenant du gamète (+) ou du gamète (—)? Il est permis de le supposer comme Blakeslee le suggère; mais nous n'avons pas de moyen de le vérifier.

Chez d'autres Mucorinées, toutes les zygosspores donnent des thalles de même valeur dynamique. Tels sont les *Mucor* homothalliques désignés par Blakeslee par les numéros I et II et les *Sporodinia*. La ségrégation des sexes ne s'accuse pas avant la formation des progamètes.

Une même zygosspore de *Phycomyces nitens* fournit expérimentalement des végétations homothalliques et des thalles unisexués. La proportion de ces derniers s'élève à mesure que leur séparation du mycélium germinatif s'effectue en des points plus éloignés de la zygosspore. L'hétérothallisme devient la règle habituellement réalisée dans la nature. Si l'on fait germer la zygosspore dans des conditions permettant au tube qui en sort de végéter et de se ramifier sans former aussitôt un sporocyste, on obtient un thalle bisexué. Dans les conditions habituelles, les spores mélangées dans le premier sporocyste fournissent en grande partie des végétations hétérothalliques, soit (+) soit (—): mais un certain nombre de spores fournissent des mycéliums homothalliques. Les sporocystes issus de ces derniers donneront une prépondérance de spores génératrices de végétations hétérothalliques (+) ou (—). Les végétations hétérothalliques sont donc prépondérantes. On remarquera aussi que les mycéliums homothalliques nés à ces diverses périodes donnent rarement des zygosspores bien conformées. Plus souvent ils émettent des excroissances contournées, ressemblant à des progamètes difformes que Blakeslee nomme pseudophores et qui, ne rencontrant pas de branches répondant à leur attraction, avortent sans même donner d'azygosspores.

Il semble donc que, du moins dans les conditions artificielles de la culture, le *Phycomyces*, habituellement hétérothallique, soit capable de donner des végétations homothalliques imparfaitement fixées.

On aurait lieu d'être surpris de constater une telle variété dans les produits d'une même zygosspore si on l'assimilait directement à un

œuf ou à une graine. Mais la zygospore n'est pas un zygote simple, centré autour d'un noyau et s'achevant en un seul temps ou du moins dans la courte période nécessaire à la combinaison de deux énérgides en une seule. La zygospore, due à la combinaison de protoplastes plurinucléés, renferme, même à la maturité, des noyaux multiples, ainsi que Gruber¹⁾ l'a démontré. Nous ne pouvons nous faire l'illusion de connaître le point de l'espace et l'instant de la durée où deux unités biologiques se sont combinées en une seule, où une personne nouvelle est née de deux parents. Ces limites ne sont pas tranchées dans le cas qui nous occupe, soit qu'elles soient effacées, soit qu'elles soient encore incertaines. Nous voyons du moins qu'elles ne sont pas nécessaires. L'acte sexuel dont le début (ou du moins une période précoce) nous a été révélé par le zygotactisme, n'est pas encore achevé à la germination de la zygospore chez le *Phycomyces* et donne une série d'individus dont la personnalité s'accuse tout au moins dans les différences sexuelles.

Ces exemples nous montrent une fois de plus que la fonction conservatrice, exprimée par la formation de la zygospore n'est point le terme et encore moins le but de la sexualité. La sexualité des Mucorinées est indépendante de la génération.

Chapitre III.

Dimorphisme sexuel et dimorphisme gamoïde.

Tant que la sexualité est réduite à l'hétérodynamisme qui la caractérise chez les Mucorinées étudiées par Blakeslee, elle n'offre pas les points de comparaison nécessaires aux rapprochements systématiques. Mais l'hétéromorphisme que l'on nomme dimorphisme sexuel est la conséquence habituelle de l'opposition physique des gamètes. Sans avoir la valeur exclusive et primordiale qu'on lui attribuait d'après sa constance chez les êtres supérieurs, le dimorphisme sexuel est répandu chez les Champignons et fournit à la systématique des documents concrets, maniables, faciles à ordonner en série. Si ces documents n'offrent pas, à eux seuls, une preuve péremptoire des affinités, ils fournissent d'intéressants indices de parenté des Champignons, soit entre eux, soit avec d'autres végétaux munis de semblables organes sexuels.

¹⁾ Ber. deut. bot. Ges., XIX, 1901.

Conséquence secondaire de l'hétérodynamisme sexuel et non caractère primordial de la sexualité, le dimorphisme provoqué par la sexualité semble lui survivre chez de nombreux Champignons ou du moins s'en séparer. C'est là l'explication d'organes dimorphes ressemblant extérieurement aux organes mâles et femelles, bien que la recherche de leur fonction sexuelle soit constamment restée vaine. Ce dimorphisme dérivé vraisemblablement du dimorphisme sexuel pourrait être appelé dimorphisme apogamique ou, si l'on veut exprimer simplement les apparences, sans préjuger leur origine: dimorphisme gamoïde. Il constitue en tout cas de précieux indices des affinités et fournit des éléments utiles à la systématique.

Le dimorphisme sexuel ou gamoïde présente chez les Champignons deux types différents connus, le premier chez les Algues vertes, le second chez les Algues rouges.

Sa découverte a conduit: d'une part de Bary à créer l'ordre des Phycomycètes dont le nom indique les affinités qu'il attribuait aux Champignons inférieurs avec les Algues Siphonées, d'autre part Karsten¹⁾ à rapprocher des Floridées les Champignons dont on fait actuellement l'ordre des Laboulbeniales. Si sa description est défectueuse sur certains détails, Karsten avait reconnu ce fait essentiel: que l'organe reproducteur du *Stigmatomyces Baeri* (Knoch) Peyr. est primitivement surmonté d'un trichogyne et que ce trichogyne retient à sa surface des corpuscules issus d'anthéridies portées sur les rameaux voisins.

C'est donc tout d'abord leur comparaison avec les Algues qui a révélé la sexualité chez les Champignons; mais on a pu se demander si ces plantes incolores reliées aux Algues par cette propriété importante n'étaient pas déplacées dans le groupe des Champignons et si elles ne représentaient pas des séries incolores de divers groupes d'Algues, de même que les Cuscutées et les Orobanches sont des séries achloriques de diverses familles de Phanérogames. En créant l'ordre des Phycomycètes, de Bary séparait les Champignons sexués de la masse négative des Champignons autant qu'il les rapprochait des Algues vertes. Karsten, en comparant les *Stigmatomyces* aux Floridées, ne se prononce pas sur leurs affinités avec les autres Champignons. Même de nos jours la plupart des systématiciens regardent avec méfiance ce groupe aberrant et le laissent prudemment de côté.

Mais on ne tarde pas à entrevoir chez les Champignons les plus typiques, notamment les Ascomycètes, des organes comparables aux organes sexuels, soit des Phycomycètes, soit des Laboulbeniales.

¹⁾ Chemismus der Pflanzenzelle, Wien 1869.

I. Le Type Phycomycète.

Le dimorphisme sexuel se réalise à des degrés très inégaux parmi les Phycomycètes. La diœcie est exceptionnelle. Déjà visible chez quelques Mucorinées hétérothalliques où Blakeslee a relevé des différences de dimensions et de couleur dans les tubes fructifères de chaque sexe, elle est surtout nette chez quelques Saprolégniées, telles que le *Saprolegnia dioica*, déjà décrit par de Bary et le *S. anisospora*. Selon la remarque de Blakeslee¹⁾, nous ne sommes pas certains que la séparation des sexes soit stable comme chez les Mucorinées hétérothalliques; mais, à défaut de cultures méthodiques instituées en vue de résoudre ce problème, nous pouvons enregistrer l'existence de formes qui restent constamment stériles en culture, comme si elles représentaient une seule des deux formes d'une espèce hétérothallique. Woronin²⁾ a fait connaître une Monoblépharidée polygame, le *Monoblepharis macrandra*, avec des thalles mâles, des thalles femelles, des thalles hermaphrodites.

Chez la plupart des Phycomycètes la monœcie est de règle; il est exceptionnel qu'un échange de gamètes soit possible d'un thalle à l'autre. Même dans le genre *Monoblepharis* où le gamète mâle est muni d'un fouet apte à la natation comme la queue d'un spermatozoïde, l'orifice de l'anthéridie est, en général, si proche de l'oogone que le gamète arrive à destination en rampant sans perdre contact avec le thalle. Le plus souvent les gamètes ne sont plus mis en liberté. L'organe dans lequel on reconnaît une anthéridie à ses analogies avec l'anthéridie des Monoblépharidées ou des Algues vertes se comporte vis-à-vis de l'oogone comme les branches copulatrices des Mucorinées se comportent entre elles. Ce procédé mérite le nom de *siphonogamie* comme chez les Phanérogames. Il représente la même adaptation à la vie aérienne; seulement le tube androphore, au lieu de sortir d'un grain de pollen ou d'une spore apte à traverser l'atmosphère, prolonge simplement le thalle monoïque et s'unit à l'oogone la plus proche. Les préliminaires de l'acte sexuel n'offrent aucun phénomène comparable à une reproduction comme la séparation d'un grain de pollen, d'une spore ou d'un gamète.

Dans le genre *Basidiobolus*, dont les affinités avec les Phycomycètes sont contestables, l'union sexuelle, décrite d'abord par Eidam³⁾, s'accomplit entre deux articles voisins qui paraissent semblables. La distinction des sexes se réduit à ce fait, que l'un des corps protoplasmiques reste en place, tandis que l'autre le pénètre.

¹⁾ Botanical Gazette, XLII, 1906.

²⁾ Mém. Acad. St. Pétersbourg, sér. 8, XLI, 1904.

³⁾ Beiträge Biol. Pfl., IV, 1886.

De Bary compare au dimorphisme sexuel des Phycomycètes la différenciation du carpogone et du pollinode des Ascomycètes. Plus récemment, Ludwig¹⁾ admet un processus sexuel analogue chez une espèce qui représente un type d'Ascomycète inférieur à ceux que de Bary avait étudiés. Chez l'*Endomyces Magnusii* Ludwig, le sac tétrasporé analogue à un asque régulier naît d'un filament préalablement fusionné avec un rameau d'apparence végétative. On n'observe pas de fusion analogue en dehors de l'article qui va se développer en sac sporifère. Pour des raisons théoriques, Brefeld²⁾ refuse à cette fusion toute signification sexuelle. Il n'est guère possible de se prononcer, car l'*Endomyces Magnusii* est insuffisamment connu. Cette espèce justifiera sans doute la création d'un genre nouveau et même d'un groupe plus élevé, car elle n'a guère d'autre caractère commun avec les *Endomyces* que d'être incomplètement étudiée. Cette lacune est regrettable. Nous ferons la même remarque au sujet de l'*Eremascus albus* d'Eidam³⁾ qui présente deux branches copulatrices égales et semblablement entortillées en tire-bouchon.

Les premiers faits de cette nature ont été signalés par de Bary⁴⁾ chez les *Erysiphe* et les *Sphaerotheca*, puis par Janczewski⁵⁾ chez les *Ascobolus*, par Van Tieghem⁶⁾ chez les *Ascodesmis*, par Kihlmann⁷⁾ chez les *Pyronema*, avec des interprétations variées. De Bary entrevit dès lors la possibilité d'établir un système des Champignons dans lequel la sexualité apparaît comme une propriété fondamentale transmise des Algues vertes aux Phycomycètes et de ceux-ci aux Ascomycètes où elle s'affaiblit et s'éteint, tout en laissant des vestiges de la différenciation morphologique, du dimorphisme qui caractérisait les organes mâles et femelles. De Bary n'invoquait en faveur de son opinion que des analogies assez superficielles avec les différenciations accompagnant les actes sexuels incontestés. Nous pouvons donc passer sur les longues et stériles discussions qu'elles ont provoquées tant qu'on n'a pas eu de nouveaux faits à introduire dans le débat. Ces faits seront fournis par l'analyse de l'évolution nucléaire dans les organes qui offrent les apparences du dimorphisme sexuel.

¹⁾ Ber. deut. bot. Ges., IV, 1886.

²⁾ Untersuchungen, IX, 1891.

³⁾ Beiträge Biolog. Pfl., III, 1883.

⁴⁾ Ueber die Fruchtentwicklung der Ascomyceten, Leipzig 1863.

⁵⁾ Botanische Zeitung, XXIX, 1871.

⁶⁾ Bull. Soc. botan. France, XXIII, 1876.

⁷⁾ Acta Soc. Sc. Fennicae, XIII, 1883.

II. Le Type Floridée.

Les Laboulbeniales ont, comme les Phycomycètes, leurs espèces dioïques. R. Thaxter¹⁾ en signale dans les deux tribus des Laboulbéniciées dites endogènes: chez les *Dimorphomyces* parmi les Peyritschelleae, chez les *Amorphomyces* parmi les Laboulbenieae. La monœcie est plus fréquente; mais le gamète mâle n'est pas rivé au thalle qui le produit comme chez les Phycomycètes. Quoique dépourvu de motilité propre, il se présente, comme celui des Floridées, sous forme de petits sphères sortant des gamétocystes à moins que le gamétocyste lui-même ne se détache sous forme de spore pour germer sur le trichogyne comme le pollen sur le stigmate.

Le type Floridée de l'organe femelle à trichogyne et de l'élément mâle transporté passivement sur le trichogyne présente sur le type Phycomycète l'avantage d'un dimorphisme plus profond et plus persistant. Il semble donc plus aisé de rattacher ce dimorphisme à son origine sexuelle lors même qu'il perd ses connexions primitives avec la fonction qui a été sa raison d'être première.

Ce dimorphisme extérieur mérite d'autant plus d'être noté jusque dans ses moindres traces, qu'il reste jusqu'ici le seul indice immédiatement visible de la sexualité chez un grand nombre de Champignons. Les détails cytologiques qui l'accompagnent n'ont en effet pas été l'objet d'études approfondies comme ceux qui s'accomplissent dans les types extérieurement analogues aux organes sexuels des Phycomycètes.

On éprouve d'abord quelque difficulté à retrouver des organes dimorphes directement assimilables aux organes sexuels des Laboulbeniales. Mais si l'on fait le relevé des appareils sporifères dont le rôle est hypothétique et notamment de ceux qui se développent d'ordinaire simultanément comme s'il existait entre eux un lien inconnu, on a peine à se défendre de la pensée qu'ils offrent un dimorphisme analogue au dimorphisme sexuel, un dimorphisme gamoïde.

D'après Thaxter, les corps qui ressemblent le plus aux anthéridies caractéristiques des Laboulbéniciées sont les hyphopodies mucronées des Méliolées, mais n'ayant pu examiner ces organes à l'état frais, il se contente de suggérer la possibilité d'une fonction similaire.

Les hyphopodies mucronées ont été distinguées par Gaillard²⁾ en 1891. On savait depuis longtemps que le mycélium qui donne naissance aux périthèces dans le genre *Meliola* porte d'une manière

¹⁾ Monograph of the Laboulbeniaceae (Amer. Ac., XII, 1896).

²⁾ Bull. Soc. mycol. France, VII, 1891.

constante des appendices latéraux, désignés sous le nom d'hyphopodies, étudiés particulièrement par Bornet.¹⁾ Gaillard²⁾ reconnut qu'il y a deux sortes d'hyphopodies qu'il nomme hyphopodies capitées et hyphopodies mucronées, distinctes par leur forme, indépendamment de leur position opposée ou alterne qui seule jusqu'alors avait intéressé les systématiciens. Les hyphopodies capitées ne sont autre chose que les premiers rudiments des périthèces; on suit tous les états intermédiaires entre le rameau réduit à un pédicelle étroit, surmonté d'une cellule terminale renflée, et le conceptacle déjà muni d'asques.

Les hyphopodies mucronées sont ordinairement unicellulaires, en forme d'ampoule largement insérée sur le filament et terminée en col effilé. Le col est souvent tronqué; alors l'ampoule est vide et sa paroi plus ou moins flétrie. Gaillard n'y voit que des organes abortifs, des rameaux arrêtés dans leur développement; ils ont la même origine, la même position que les rameaux ordinaires, et parfois on les voit s'allonger en mycélium normal. A ces divers points de vue ils se comportent comme les rudiments de périthèces qui, eux aussi, peuvent faire retour à l'état végétatif.

Ce sont donc des éléments dont la fonction est inconnue; mais il n'y a rien d'invraisemblable à y voir des organes mâles, soit fonctionnels, soit tombés en désuétude; on s'expliquerait leur forme analogue à celle des anthéridies, l'évacuation de leur contenu et leur association avec les rudiments de périthèces, car les hyphopodies mucronées, comme les anthéridies des Laboulbéniciées sont, tantôt mêlées en petits groupes aux hyphopodies capitées, tantôt portées sur des branches spéciales du mycélium périthécigène.

Thaxter mentionne la couleur, la consistance gélatineuse, l'habitat entomogène comme des caractères susceptibles de suggérer une relation lointaine entre les Laboulbéniciées et les Hypocréacées; mais il n'aperçoit pas chez ces derniers Champignons d'organes comparables aux anthéridies. Lindau appelle l'attention sur une Hypocréacée qui porte, jusque sur les filaments qui enveloppent la base du périthèce, des tubes dont le sommet laisse échapper une file de spermaties bacilliformes. Ce Champignon est le *Pyxidiophora asterophora*, parasite d'autres Champignons, étudié par Brefeld et von Tavel. Lindau fait ressortir la ressemblance de ces spermaties et du processus qui leur donne naissance avec les faits signalés par Thaxter au sujet du développement des anthéridies des *Laboulbenia* et *Chitinomyces*. Remarquons aussi que la forme des ascospores est analogue chez les *Pyxidiophora* et les Laboulbéniciées. Mais nous connaissons mal les

¹⁾ Ann. Sc. nat., Bot., 3^e série, XVI, 1851.

²⁾ Le genre *Meliola*. Anatomie, Morphologie, Systématique, Paris, Klincksieck, 1892. — Bull. Soc. mycol., VIII, 1892.

premiers débuts du périthèce dans cette espèce. En revanche, dans un genre assez voisin, le *Melanospora parasitica* Tul. où l'on ne connaît d'ailleurs ni spermaties ni autres fructifications accessoires, le périthèce étudié par Kihlmann¹⁾ débute par un filament enroulé en spirale et terminé par un tube aminci à la façon d'un trichogyne. Ce filament forme un ascogone bientôt enveloppé par des filaments couvrants.

En rapprochant ces deux exemples, on peut se demander si les Hypocréacées n'ont pas gardé les vestiges des organes sexuels qui paraissent encore fonctionner comme tels chez les Laboulbéniciées.

On a décrit encore, sous le nom d'endoconidies, des corpuscules fins, analogues aux spermaties de *Pyxidiphora*. Les endoconidies sont, soit des fructifications accessoires de divers Ascomycètes, soit l'unique fructification de certains Hyphomycètes dont on ne connaît pas de formes plus élevées. Vestergren²⁾ a passé en revue ces diverses formations. Citons notamment, parmi les Aspergillaceae le *Thielavia basicola*, où Zopf (1876) montre les spores légères projetées successivement à travers le col atténué d'un long tube, parmi les Pyrénomycètes le *Sordaria coprophila*, où Woronin (1870) observe les organes conidiens en forme de court flacon, parmi les Pézizacées le *Lanzia flavorufa* auquel Saccardo rapporte le *Chalara Ampullula*, le *Phialea strobilina* avec le *Chalara strobilina* suivant le même observateur, le *Phialea temulenta* auquel Prillieux et Delacroix³⁾ rattachent leur *Endoconidium temulentum*.

Parmi les endoconidies dont on ignore les liens génétiques avec un Champignon ascosporé, nous devons une mention spéciale à l'*Hymenella Arundinis* Fr. dont les conceptacles, serrés en une couche dense, du type des Tuberculariées, à la surface des chaumes de *Phragmites*, ressemblent aux hyphopodies mucronées des *Meliola* et aux anthéridies des *Laboulbenia*, mais forment, d'après Vestergren, dans leur portion ventrue, des endoconidies qui naissent simultanément et constamment au nombre de 4.

On soupçonne volontiers un rôle exceptionnel aux endoconidies qui s'écartent des formes habituelles des éléments disséminateurs. Mais nous sommes loin d'être renseignés sur les causes du polymorphisme des conidies ordinaires, sur leur origine et leur raison d'être. Les endoconidies n'en diffèrent, au fond, que par un caractère assez accessoire. Il y aurait quelque avantage à rechercher parmi les conidies externes s'il n'en est pas qui ressemblent aux organes mâles des Laboulbéniciées autant que les endoconidies.

¹⁾ loc. cit.

²⁾ Vetensk. Akad. Stockholm, 1899.

³⁾ Soc. myc. de France, VII, 1891, et VIII, 1892.

Thaxter a démontré, en effet, que, chez les *Zodionyceteae* (*Zodionycetes*, *Ceratomyces*) les éléments fécondateurs ne s'affranchissent pas de la membrane mycélienne primitive; ils se détachent avec elle comme des conidies ou comme des grains de pollen pour aller germer sur le trichogyne. Les anthérozoïdes sont exogènes selon Thaxter. Nous dirions plutôt que les organes mâles ne dépassent pas le stade d'anthéridie. Mais la question de mots est accessoire; le fait important découvert par Thaxter, c'est que les cellules mâles sont morphologiquement semblables aux conidies légères; celles-ci, chez les *Hypocreales* en particulier, sont beaucoup plus répandues que les endoconidies, mais elles en sont évidemment homologues; elles en représentent la forme protégée contre le milieu aérien. La même homologie se retrouve entre les anthéridies nommées anthérozoïdes exogènes chez les *Zodionyceteae* et les anthérozoïdes nus dont chacun contient tout le protoplasme actif de l'anthéridie chez les *Laboulbeniaceae*, une partie seulement de ce protoplasme chez les *Peyritschelleae*.

Si l'on ramène à ses justes proportions la différence qui sépare les anthérozoïdes dits endogènes des anthérozoïdes dits exogènes ou conidiformes des *Laboulbeniales* et qui sépare d'autre part les endoconidies des conidies proprement dites, on aperçoit une relation frappante, plausible tout au moins, entre le dimorphisme sexuel des *Floridées* et des *Laboulbeniales* d'une part, le dimorphisme inexpliqué des spores d'un grand nombre de *Discomycètes* et de *Sphaeriacées*, de *Discolichens* et de *Pyrénolichens* d'autre part.

III. Spermaties et trichogynes.

La sexualité des Champignons est depuis longtemps soupçonnée d'être l'origine du dimorphisme qui se traduit par la formation des spores en apparence superflues que l'on désigne par le nom très expressif de spermaties.

Les spermaties naissent dans des conceptacles spéciaux plus ou moins loin des fructifications dont elles sont censées féconder les premiers rudiments. On a cherché en elles les qualités des vrais gamètes mâles: l'aptitude à être transportés facilement vers les organes femelles, la légèreté qui facilite ce transport, le défaut de réserves qui subordonne leur développement ultérieur à leur fusion intime avec des éléments volumineux.

Ce sont ces qualités que les frères Tulasne ont entendu exprimer lorsqu'en 1856, ils créent le terme spermaties pour les corpuscules linéaires observés chez les Lichens et les *Discomycètes* dans des conceptacles spéciaux qu'ils nomment *spermogonies*.

En 1877, Stahl¹⁾ constate que chez divers Lichens gélatineux, le filament ascogène envoie un prolongement qui fait saillie au-dessus de la surface. Les spermaties, issues de conceptacles plus ou moins rapprochés, se fixent à la surface de cette sorte de stigmat et se vident. On a donc une image singulièrement analogue à celle de la fécondation des Algues de l'ordre des Floridées et Stahl n'hésite pas à appliquer au prolongement du filament ascogène le nom de trichogyne, considérant la formation des asques comme le résultat d'une fécondation par les spermaties.

Fisch²⁾ fait des observations semblables sur les *Polystigma* (Discomycètes parasites), dont les Lichens sont proches parents en ce qui concerne leur élément fongique. La question de la fécondation des Lichens intéresse donc directement les mycologues.

Les observations de Stahl n'ont jamais été contredites. Elles sont étendues à des Lichens de divers groupes par Lindau, Wainio, Darbishire, Borzi, Baur, Zukal, Forsell; toutefois les trichogynes ne sont pas constants chez toutes les espèces à l'origine des apothèces. Fünfstück n'en observe pas chez les *Peltigera*, *Peltidea*, *Nephroma* bien que l'ascogone soit différencié et les spermaties présentes.

Les spermaties feraient défaut aux *Solorina* d'après Baur.

E. Baur³⁾ apporte d'intéressants arguments en faveur de la théorie de Stahl en montrant que chez le *Collema crispum*, les carpogones avortent souvent sur les thalles dépourvus de spermogonies, tandis qu'ils se développent plus régulièrement en apothèces quand ils sont mélangés à de nombreuses spermogonies. Il constate des communications entre les cellules du trichogyne auquel adhèrent des spermaties. Observant d'autre part que plusieurs cellules de l'ascogone participent à la formation des asques, Baur admet l'hypothèse que le noyau fécondé de l'œuf se divise et partage les noyaux-filles entre des cellules auxiliaires comme chez les Floridées.

Darbishire⁴⁾ concentre son attention sur les spermaties adhérentes au trichogyne du *Physcia pulverulenta*. Le trichogyne jeune porte parfois un nombre variable de corpuscules qui se colorent bien à l'hématoxyline; mais dès que le fruit a subi un début de développement, le trichogyne plus ou moins totalement flétri porte une spermatie vide et une seule, parfois accompagnée d'un nombre variable de spermaties qui ont gardé leur contenu colorable.

Tels sont les faits invoqués en faveur de la nature sexuelle des spermaties et des cellules surmontées d'un trichogyne chez les

¹⁾ Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten, Leipzig 1877.

²⁾ Botanische Zeitung, XL, 1882.

³⁾ Ber. deut. botan. Gesellsch., XVI, 1898.

⁴⁾ Jahrb. wiss. Botanik, XXXIV, 1900.

Ascomycètes et les Ascolichens. On leur a opposé de nombreuses observations négatives, ce qui ne prouve rien. On a objecté que la démonstration était insuffisante, ce qui est affaire d'appréciation et de sentiment. Mais la meilleure manière de réfuter la théorie était de démontrer que les trichogyne et les spermaties ont leur fonction propre et leur raison d'être en dehors des fonctions sexuelles.

Le trichogyne est considéré par Van Tieghem¹⁾ comme un organe respiratoire, par Lindau²⁾, comme un instrument perforant. Pour faire ressortir ce rôle purement mécanique, il propose³⁾ de remplacer le mot trichogyne par *Terebratorhypse* ou pour abrégé, *Terebrator*. Ces fonctions respiratoires et mécaniques ne sont pas démontrées; Darbishire doute qu'un organe à membranes aussi délicates puisse vaincre une résistance mécanique; cette objection n'est peut-être pas péremptoire, car il faut tenir compte de la turgescence. Le rôle respiratoire est assez plausible, si l'on considère que tous les Champignons à trichogyne sont parasites des Algues (Lichens), des végétaux ligneux (*Polystigma*); les Laboulbéniciées, dont nous parlerons sous peu, sont des parasites des Insectes; les *Meria* et les *Hypostomum*, qui m'ont paru intéressants⁴⁾ en raison de leur ressemblance avec les Ascomycètes et les Ustilaginées sont parasites des feuilles de Conifères. Dans ces divers exemples, le développement rapide de la fructification semble exiger des échanges gazeux plus actifs établis directement avec l'atmosphère. Chez les Hypostomacées en particulier, où le rôle sexuel semble actuellement exclu par l'absence de spermaties, le prolongement analogue au trichogyne s'insinue entre les lèvres du stomate; il est plus facile de l'envisager comme une cheminée ventilatrice que comme un organe perforateur.

Il nous semble donc que le trichogyne peut suivant les circonstances jouer, soit le rôle de tube respiratoire, soit le rôle de térébrateur. Mais rien ne prouve que ce soit là sa fonction unique et moins encore que ce soit sa fonction primitive, la raison d'être de son apparition. Ces interprétations n'excluent pas celle de Stahl. Nous ne voyons pas de faits positifs à opposer à l'origine sexuelle du trichogyne.

On a voulu considérer les spermaties comme de simples conidies destinées à être emportées au loin et disséminées en grand nombre pour atteindre les plantes hospitalières ou les milieux propices. Leur fusion avec le trichogyne serait un banal phénomène de greffe ou d'anastomose sans portée sexuelle. Cette interprétation s'applique mal

¹⁾ Traité de Botanique, 1884.

²⁾ Flora, LXXI, 1888.

³⁾ Schwendener's Festschrift, 1899.

⁴⁾ Bull. Soc. Sc., Nancy 1896.

aux observations de Darbshire. Mais rien ne prouve que de tels organes de dissémination rapide ne proviennent pas d'une utilisation secondaire de la légèreté spéciale des éléments fécondateurs.

L'association étroite des organes fructifères principaux et des spermogonies reste un fait très remarquable et d'origine absolument obscure si elle est sans rapport génétique avec la différenciation sexuelle.

Art. Meyer¹⁾ a insisté sur les homologies qui existent entre les Ascomycètes et les Floridiées. Ces homologies persistent lors même que les éléments qui remplissent une fonction sexuelle chez les Algues ne remplissent pas une telle fonction, comme c'est évidemment le cas pour une bonne partie des Champignons, ou remplissent des fonctions différentes, celle de coin perforant (terebrator) ou de spore très légère ou entomophile.

La persistance d'une fonction sexuelle actuelle des spermaties est un problème digne de l'attention des physiologistes. Quelques faits déjà observés parlent en sa faveur.

Outre les observations de Darbshire, Baur, mentionnons encore un fait interprété par Saccardo comme une hybridation entre deux Nectriacées que l'on classe d'habitude dans deux genres voisins. Saccardo²⁾ reçut de l'abbé Flageolet des rameaux de Buis portant à la fois le *Nectria Desmazieri* de Notaris, et le *Lisea Buxi* (Fuck). Parmi les parents supposés, on observait en abondance des périthèces possédant, dans leurs trois quarts inférieurs, le tissu d'un beau rouge du *Nectria*, tandis que le reste, y compris l'ostiole, présentait le tissu bleu azuré du *Lisea*. Il y a dans ce fait l'indication d'expériences à tenter.

Les Urédinées se rattachent aux Champignons à spermaties. En 1888, Massée avait cru observer, à l'origine de l'écidie, des organes sexuels comparables aux carpogones et aux pollinodes. Il décrit deux filaments claviformes dont l'un se vide dans l'autre; cette description n'a pas été confirmée et, malgré les travaux considérables consacrés à l'étude de ce groupe, on n'y a jamais constaté de manifestation extérieure de la sexualité ni aucun organe comparable aux organes sexuels des Phycomycètes.

Dietel³⁾ fait ressortir la constance des spermogonies associées à des organes sporifères plus parfaits: aux écidies le plus souvent ou à défaut de stade écidien, à une autre forme de spores. Elles escortent par exemple les urédos primaires chez le *Triphragmium Ulmariae*. Les spermaties ne sont jamais formées pour elles seules. Mais Dietel

¹⁾ Botan. Zeitung, LX, 1902.

²⁾ Manipolo di Micromiceti nuovi, Palermo 1902.

³⁾ Engler u. Prantl, Pflanzenfam, 1900.

ajoute qu'on ne sait rien de leur fonction, si ce n'est qu'elles ne jouent pas effectivement le rôle d'éléments mâles.

Falck¹⁾ nomme les spermogonies d'Urédinées entomospores d'après leur valeur biologique, osmospores (je traduis par ce mot nouveau: Riechsporen, Spores odorantes) ou stigmatospores (équivalent de Narbensporen) d'après leur valeur physiologique pour rappeler leur propriété d'émettre, comme les nectaires, des parfums capables d'attirer les Insectes. Boudier²⁾, examinant les rapports qui existent entre les divers organes des Champignons et ceux des Phanérogames, compare les spermogonies aux verticilles floraux. Ces fonctions entomophiles qu'elles remplissent au profit de spores plus parfaites ne prouvent rien contre leur origine sexuelle. Comme les étamines transformées en nectaires, des gamètes mâles frappés de désuétude pourraient assumer ce nouveau rôle.

La germination des spermaties constatée par divers observateurs, notamment par Brefeld, ne prouve rien contre leur homologie avec des gamètes. Schroeter l'a déjà remarqué. Les expériences de Klebs ont établi que les gamètes ne sont pas nécessairement dépouillés de leur capacité de poursuivre isolément leur végétation.

Si les spermogonies fournissent des éléments morphologiquement comparables à des gamètes mâles, les écidies qui les accompagnent habituellement ne semblaient avoir gardé aucun caractère d'organe femelle. Vernon H. Blackman³⁾ signale chez les *Phragmidium violaceum* des détails de structure d'où il conclut que l'écidie est un sore d'organes femelles réduits. L'écidie forme, sous l'épiderme de l'hôte, une couche de cellules dont chacune produira une file d'écidio-spores. De la cellule initiale de chaque file se détache vers le haut une cellule stérile vouée à une prompte désorganisation. Cette cellule abortive serait l'homologue du trichogyne. Blackman y voit un vestige de l'état sexué dans lequel cette cellule recevait l'élément mâle issu des spermaties. Le trichogyne ne fonctionne plus actuellement. Il n'a laissé aucune trace chez la plupart des Urédinées où l'on a observé l'écidie à son premier début.

Dans l'opinion de Blackman, l'écidie serait une forme dégradée d'organe femelle. Christman⁴⁾ confirme les observations de Blackman chez le *Phragmidium speciosum* du *Rosa humilis* et chez le *Caeoma nitens* d'un *Rubus* cultivé.

¹⁾ Beiträge Biol. Pfl., IX, 1904.

²⁾ C. r. du Congrès des Sociétés savantes, Paris 1898.

³⁾ Annals of Botany, XVIII, 1904.

⁴⁾ Botanical Gazette, XXXIX, 1905.

IV.

Toute apparence extérieure de différenciation sexuelle fait défaut chez les Basidiomycètes, c'est-à-dire chez les Champignons par excellence, ceux qui forment le noyau invariable du groupe des Fungi et apparemment le groupe supérieur, le plus complètement évolué. C'est ce qui fait sans doute que tant de mycologues envisagent les Champignons comme un groupe essentiellement agame.

Les boucles (Schnallen) qui rétablissent une communication entre les cellules contiguës séparées par une cloison ont quelque analogie extérieure avec les unions sexuelles comme celles des *Dipodascus*, mais on s'accorde à les considérer comme indépendantes de la sexualité. Il est à noter qu'on ne les a rencontrées que chez les Basidiomycètes et chez les Tubérinées¹⁾ qui, à d'autres égards, s'éloignent sensiblement de la majorité des Ascomycètes.

Dangeard²⁾ a décrit, chez l'*Ancylistes Closterii*, des anses réunissant deux à deux les articles consécutifs d'un même filament. Il admet qu'il s'agit d'un thalle exceptionnellement monoïque, dans lequel les articles remplissent, les uns par rapport aux autres, le rôle d'anthéridies et d'oogones. L'aspect extérieur de la boucle pourrait donc être réalisé dans certains cas par des organes sexuels. La suite du phénomène diffère dans les deux cas, car, chez les Basidiomycètes, l'orifice de communication est bientôt obturé par une cloison, tandis que chez l'*Ancylistes* l'anse considérée comme branche copulatrice livre passage au contenu de l'article anthéridien.

Chapitre IV.

Indices cytologiques de la sexualité.

Grâce aux progrès des techniques micrographiques, on demande à la structure intime des caractères fixes exprimant, sous une forme visible, l'essence des grands phénomènes biologiques tels que la sexualité ou la reproduction. La théorie cellulaire marque la première étape dans cette marche à la découverte du centre immobile de la vie. De Bary³⁾ avait posé en principe que les organes de

¹⁾ Mattiolo, Archives italiennes de Biologie, IX, 1888.

²⁾ Le Botaniste, 9^e série, 1906.

³⁾ loc. cit., 1866.

reproduction sexuée et asexuée sont de simples cellules. L'acte sexuel doit consister dans la fusion de deux cellules.

Mais la cytologie, élevée à la dignité de science indépendante nous apprend que la cellule, loin d'être le terme ultime de l'analyse morphologique, est un organisme compliqué et variable autant que l'œuf. Le noyau apparaît alors comme la planche de salut dans la tempête des transformations cellulaires. Pendant la période la plus longue de la vie, la plupart des cellules offrent un seul noyau en apparence uniforme et immobile. Le noyau est au repos tandis que le cytoplasme se déforme, se transforme, s'agite.

Le noyau devient l'élément essentiel de la cellule. La fusion d'un noyau mâle avec un noyau femelle représente le phénomène caractéristique de l'acte sexuel; elle marque le moment précis où cet acte s'accomplit, où les personnalités paternelle et maternelle se combinent en une personnalité nouvelle.

Les mycologues concentrent leur attention sur le noyau. Longtemps inconnu chez tous les Champignons, le noyau est bientôt signalé partout où l'on emploie les techniques perfectionnées de l'histologie humaine et animale, sauf pourtant chez les Schizomycètes de Naegeli qui sont définitivement exclus de la Mycologie.

Schmitz¹⁾ applique le premier à l'étude des Champignons les colorations à l'hématoxyline. Strasburger²⁾, Sadebeck³⁾, Fisch⁴⁾, Rosenvinge⁵⁾, suivis par une foule de chercheurs, font une riche récolte dans ce champ longtemps inexploré.

Les phénomènes nucléaires connexes des phénomènes extérieurs d'apparence sexuelle ont été analysés surtout chez les Phycomycètes et les Ascomycètes pourvus d'organes dimorphes rappelant les organes sexuels des Phycomycètes.

Mais dans ces deux groupes, les noyaux, toujours présents, ne sont pas séparés constamment dans ces compartiments qui ont servi de base à la notion de cellule et qui ont fait primitivement confondre l'unité biologique avec la cellule centrée autour d'un noyau.

En s'attachant à cette acception primitive de la cellule, Sachs⁶⁾ a pu dire que les Phycomycètes n'ont pas la structure cellulaire. Sachs ne méconnaissait pas pourtant les rapports intimes qui existent entre les thalles cloisonnés et les thalles continus ou siphonnés. Plus tard⁷⁾, il propose le nom d'énergide pour la portion de proto-

¹⁾ Sitz.-Ber. d. Niederrhein. Ges. f. Nat. u. Heilkunde, Aug. 1879, Juni 1880.

²⁾ Das Botanische Praktikum, Jena 1884.

³⁾ Jahrb. wiss. Anstalten zu Hamburg, 1884.

⁴⁾ Botanische Zeitung, XLIII, 1885.

⁵⁾ Ann. Sc. nat., Bot., 7^e série, III, 1886.

⁶⁾ Sitz.-Ber. physik. med. Ges. Würzburg, 1878.

⁷⁾ Flora, LXXXII, 1892.

plasme qui paraît être sous la dépendance de chaque noyau, aussi bien dans la cellule uninucléée que dans les tubes plurinucléés. Il restitue alors le titre d'unicellulaires aux thalles siphonnés, mais la cellule est alors polyénergidienne.

La notion d'énergide est passible de quelques critiques formulées par Haberlandt.¹⁾ On ne peut considérer l'énergide comme une unité organique définie au sens morphologique, attendu qu'on ne saisit pas les limites des énergides réunies dans le thalle siphonné ou dans les segments plurinucléés de Champignons plus élevés. On ne peut pas y voir non plus une unité organique au sens physiologique, attendu que rien n'indique que la sphère d'influence d'un noyau s'arrête exactement sur la ligne idéale qui limite le domaine des noyaux voisins. Lors même que les frontières seraient rigoureusement respectées à certains moments, elles subissent des remaniements incessants quand le protoplasme plurinucléé est entraîné par les courants protoplasmiques étudiés à plusieurs reprises, notamment chez les Mucorinées, par Matruchot²⁾, J. C. Arthur³⁾, Falck⁴⁾, Schroeter.⁵⁾ Le mot énergide est moins obscur que le mot cellule avec l'acception que lui attribuent la plupart des biologistes, car il y a contradiction dans les termes quand on parle de cellule nue. Mais les deux expressions, prises comme synonymes d'unité biologique, répondent au même besoin didactique de catégories tranchées; elles consacrent le même postulat: c'est que le noyau est le critérium de l'unité biologique, c'est que le noyau, unique par unité organique, est le centre de tous les actes fondamentaux de la vie, notamment de la multiplication et de la fusion sexuelle.

Les progrès de l'analyse ont renversé cette nouvelle idole. La cytologie s'est spécialisée dans l'étude du noyau comme la morphologie s'était spécialisée dans l'étude de la cellule. Il est bien étonnant qu'on n'ait pas encore généralisé le mot caryologie employé par Trow⁶⁾, car à notre époque, on se figure qu'une science nouvelle naît chaque fois qu'on entre dans de nouveaux détails analytiques. Le mot caryologie est justifié ni plus ni moins que le mot cytologie, car la topographie des parties du noyau est devenue aussi obsédante que la topographie des parties de la cellule; elle fait trop souvent négliger les connexions et les actions synergiques des divers noyaux, de même que l'étude de la cellule a fait négliger les rapports des cellules. Les sciences émettent la science.

1) Physiologische Pflanzenanatomie, Leipzig 1904.

2) C. R. Ac. Sc. Paris, CXXIII, 1896; CXXVI, 1898.

3) Botanical Gazette, XXIV, 1897. — Annals of Botany, XI, 1897.

4) Beiträge z. Biol. d. Pflanzen, VIII, 1901.

5) Flora, XCV, 1905.

6) Annals of Botany, IX, 1895.

De même que l'analyse de la cellule a fait chercher le centre des actes biologiques dans le noyau, ainsi l'analyse du noyau nous pousse à chercher ce centre plus loin encore; le noyau n'est pas une unité, mais une association de chromosomes nettement distincts à certains moments. Le noyau n'est plus un centre puisqu'il est une collectivité de parties obéissant, non sans quelque velléité d'indépendance, à un centre directeur. Ce centre plus intime de la cellule, on pense l'avoir trouvé dans le centrosome. Mais le centrosome ne répond pas à des caractères précis, toujours reconnaissables. Dangeard¹⁾ décrit dans les basides, sous le nom de centrosomes, des corps qu'il retrouve plus tard²⁾ chez les Ascomycètes, chez le *Bactridium flavum* et le *Polyphagus Euglenae*, mais dont il change le nom en coenosphères. Maire³⁾ constate les coenosphères de Dangeard à côté des centrosomes qui semblent conduire la mitose; il les assimile aux granules de sécrétion.

Dans les cellules à nombreux noyaux ou cénocytes, le centre directeur peut être unique et marquer le début d'une individualisation nouvelle, indépendante de celle des noyaux. Il n'a pas alors le même aspect ni peut-être la même origine que le centrosome ordinaire; c'est ce qui justifie le nom de cénocentre proposé par Stevens.

L'énergide de Sachs a marqué, comme la cellule, une étape dans la recherche du centre biologique qui pourrait bien nous échapper toujours parce qu'il ne relève pas de la morphologie.

Les points fixes sur lesquels la morphologie s'appuie en cytologie se réduisent pratiquement au noyau et au chromosome.

Quelle que soit la signification de la multiplicité des chromosomes dans le noyau, elle nous enseigne que nous ne connaissons pas mieux la signification de l'unité ou de la pluralité des noyaux dans la cellule.

L'esprit dégagé de toute idée préconçue, nous allons envisager successivement: 1^o l'évolution des noyaux; 2^o l'évolution des chromosomes, dans leurs rapports avec la sexualité; 3^o nous dirons enfin quelques mots sur l'union des cellules où n'intervient pas d'union des noyaux.

¹⁾ Le Botaniste, 4^e série, 1895.

²⁾ Le Botaniste, 7^e série, 1900.

³⁾ Bull. Soc. mycol. France, XVIII, 1902.

Chapitre V.

Evolution nucléaire dans les organes sexuels. — Exocaryogamie.

Les localisations nucléaires de la sexualité, si uniformes qu'elles puissent être chez les Métazoaires et les Métaphytes, ne sont pas nécessairement les mêmes chez les êtres qui n'ont pas une structure cellulaire conforme au schéma classique. Ici encore l'étude des Champignons nous présente sous un jour nouveau un phénomène que nous sommes habitués à envisager de notre point de vue anthropomorphique.

Nous examinerons l'évolution nucléaire des organes sexuels dans 3 conditions différentes :

1^o chez les Champignons à cellules uninucléées, 2^o chez les Champignons siphonnés, 3^o chez les Champignons à segments plurinucléés.

I.

La structure cellulaire typique est habituelle dans le genre *Basidiobolus* découvert par Eidam.¹⁾ La sexualité se manifeste par le passage d'une cellule mâle dans une cellule femelle, morphologiquement identiques d'ailleurs et contiguës sur le même filament. L'attraction sexuelle n'existe pas primitivement entre les cellules du même filament; elle apparaît à la suite d'une double division qui s'accomplit simultanément dans chacune d'elles. La première a été décrite par Eidam dès 1886 chez le *Basidiobolus ranarum*; elle donne naissance à deux cellules-filles, dont l'une forme latéralement un petit appendice en forme de rostre contigu à l'appendice émis simultanément par l'autre cellule; l'autre demeure en place. Woycicki²⁾ décrit une nouvelle division du noyau de la cellule principale; mais cette seconde division serait amitotique; l'un de ses produits dégénère sur place, tandis que l'autre devient le noyau sexuel. Chez une autre espèce, le *Basidiobolus myxophilus* étudié par Rob. E. Fries³⁾, la seconde division paraît être plus complète, car elle fournit une seconde paire de rostres opposée à la première à laquelle elle est identique. Les deux noyaux sexuels se rapprochent de la cloison mitoyenne et l'un d'eux, accusant par là son rôle mâle, passe à travers une perforation de cette cloison, accompagné par le cytoplasme.

La cellule femelle se constitue en oospore dès qu'elle a reçu le renfort de la cellule mâle; mais l'acte sexuel n'est pas encore complet

¹⁾ Beiträge Biol. Pfl., IV, 1886.

²⁾ Flora, XCIII, 1904.

³⁾ Bih. till. K. Sv. Vet. Akad. Handl., XXV, 1899.

si l'on juge de son achèvement par la fusion des noyaux en un seul. Chmielewski¹⁾ a trouvé les deux noyaux encore distincts au bout de deux semaines. Raciborski²⁾ a vu la fusion différée jusqu'à la germination. Parfois même les deux noyaux passaient séparément dans le tube germinatif. L'ajournement de la caryogamie a suggéré à Raciborski la pensée que l'acte sexuel comprend deux phases distinctes: 1^o la fusion des gamètes, 2^o la fusion des noyaux. Ce sont là du moins deux points de repère sensibles dans l'accomplissement d'un acte vital que l'on a considéré longtemps comme instantané et simple, tandis qu'en réalité il est complexe et de durée variable. Cette constatation a son intérêt chez les Champignons qui réalisent la structure cellulaire sous sa forme la plus générale. Les détails de l'évolution nucléaire ont été suivis avec le plus grand soin par Fairchild³⁾ qui, chez le *Bas. ranarum*, a constaté, lors de la première mitose, la formation d'une plaque cellulaire encore inconnue chez les Champignons. Löwenthal⁴⁾, s'adressant au *Bas. Lacertae* Eidam, a observé des faits qui sont peut-être en rapport avec la deuxième division de Woycicki, mais qui lui suggèrent une théorie nouvelle. Frappé de ce fait, qu'à certains stades précédant la copulation, les noyaux, d'habitude si apparents, deviennent indiscernables même à l'aide des réactifs colorants, il se demande si, comme chez divers Protozoaires, le noyau qui a jusqu'alors fonctionné comme noyau végétatif ne disparaît pas, tandis qu'il se forme un noyau générateur nouveau. C'est un point de vue auquel les mycologues ne s'étaient pas encore placés; l'avenir nous dira si l'hypothèse de Löwenthal est fondée.

Parmi les Ascomycètes analogues aux Phycomycètes par la différenciation extérieure d'apparence sexuelle, la structure cellulaire (cellules uninucléées), se retrouve dans la famille des Erysiphacées, dans le thalle aussi bien que dans les rameaux dimorphes qui se soudent ensemble. La destinée des noyaux dans les cellules d'apparence sexuelle a été suivie par divers auteurs. Chez le *Sphaerotheca humuli*, Harper⁵⁾ observe une communication entre la cellule terminant le carpogone et la cellule terminant le pollinode. Le noyau de cette dernière disparaît tandis qu'on en voit deux dans la première; puis ces deux noyaux se rapprochent et, au stade suivant, on voit à leur place un gros noyau qui a toute l'apparence d'un noyau de conjugaison. Jamais on n'a constaté plus nettement l'image des phénomènes sexuels exprimée par l'union du noyau mâle et du noyau

¹⁾ Arbeiten Neuruss. Naturforscherges., Odessa, XIII, 1888.

²⁾ Flora, LXXXII, 1896. — Acad. Sc. Cracovie, 1896.

³⁾ Jahrb. wiss. Bot., XXX, 1897.

⁴⁾ Arch. Protistenkunde, II, 1903.

⁵⁾ Ber. deut. bot. Ges., XIII, 1895.

femelle. Harper¹⁾ retrouve des faits analogues chez *Erysiphe communis* et tout récemment²⁾ chez *Phyllactinia*, où il précise dans les moindres détails la fusion des deux noyaux sexuels.

Ces observations ont été confirmées d'après l'étude du *Sphaerotheca* par Blackman et Fraser.³⁾

Dangeard⁴⁾ oppose aux observations de Harper les résultats négatifs qu'il a obtenus sur le *Sphaerotheca humuli*: il a vu la cellule mâle encore pourvue d'un noyau très net quand le jeune carpogone montre déjà deux noyaux et commence à s'entourer de filaments couvrants; il a vu aussi des pollinodes dont le contenu était dégénéré avant qu'ils se fussent appliqués sur le carpogone. Ces faits tendent à prouver que le carpogone peut continuer son développement sans le concours de la cellule mâle et que certains pollinodes sont abortifs. Ils méritent d'être retenus comme indices d'une tendance à l'apogamie dans cette famille. Mais nous avons d'autant moins de motif de suspecter les données positives fournies par Harper et d'autres observateurs, que ces données n'ont en elles-mêmes rien de contradictoire avec celles que Dangeard a relevées de son côté. Les unes et les autres contribueront à édifier une théorie exacte de la sexualité, car ce sont les théories qui doivent se plier aux faits et non les faits aux théories.

On s'est demandé si l'apparente simplicité des cellules uninucléées ne résultait pas, chez les *Basidiobolus* comme chez les Erysiphées, d'une modification du type plurinucléé rencontré chez les espèces les plus voisines.

Les ressemblances des *Basidiobolus* avec les Zygnémées sont défavorables à cette hypothèse. Elles portent sur les caractères auxquels on attache communément la plus haute valeur systématique: conjugaison, spore naissant aux dépens du zygote, cellules uninucléées du thalle. Lotsy⁵⁾, dans son admirable tableau de l'évolution du règne végétal, est porté à isoler ce genre dans une famille des *Basidioboleae* faisant suite aux Zygnémacées, se séparant ainsi de l'ensemble des Champignons, notamment des Phycomycètes que leur structure siphonnée rapproche des Vauchériées. Raciborski⁶⁾ a bien obtenu des articles plurinucléés en cultivant le *Basidiobolus*

¹⁾ Jahrb. wiss. Bot., XXIX, 1896.

²⁾ Carnegie Institution of Washington, oct. 1905.

³⁾ Ann. of Botan., XIX, 1905.

⁴⁾ Le Botaniste, 5^e série, 1897.

⁵⁾ Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Jena, Fischer, 1907. — M. le Dr. Lotsy a eu l'extrême amabilité de nous communiquer les feuilles de cet ouvrage à mesure de leur impression. Nos lecteurs apprécieront la valeur que ces documents ont ajoutée à notre travail.

⁶⁾ Flora, LXXXII, 1896.

ranarum dans des liquides glycérinés à haute température. On peut en conclure que la production des cloisons est entravée dans des conditions plus ou moins insolites; mais il serait excessif de comparer cette structure accidentelle à l'état normal des Phycomycètes.

Cependant les *Basidiobolus* reproduisent si clairement, par l'aspect de leurs organes de dissémination et de leurs organes conservateurs, la physionomie des *Entomophthora* et des *Empusa*, qu'il est d'usage de les classer dans la famille des Entomophthorées et avec cette famille parmi les Phycomycètes.

Les affinités des Entomophthorées avec les Péronosporées et les autres Phycomycètes restent fort problématiques, mais il paraît difficile de contester l'unité des Entomophthorées, surtout depuis la belle monographie de R. Thaxter.¹⁾ On trouve des intermédiaires entre les thalles cellulaires des *Basidiobolus* et les thalles siphonnés à petits noyaux des *Empusa*. J'en ai fait la remarque dès 1887.²⁾ Cavares³⁾ montre que les conidies uninucléées sont constantes dans le genre *Entomophthora*. Il trouve aussi des azygospores uninucléées au début chez l'*Entomophthora Delpiniana*.

Si l'on admet la parenté des *Basidiobolus* et des autres Entomophthorées, on se demandera si le type primitif est muni de cellules uninucléées ou d'articles plurinucléés. La première opinion m'a paru la plus probable et, à diverses reprises j'ai développé cette idée: que la structure non cloisonnée résultait d'une altération secondaire de la division cellulaire, pour laquelle j'ai proposé⁴⁾ le nom d'apocytie. Riddle⁵⁾ objecte que je n'indique pas à quelle autre forme végétale le *Basidiobolus* pourrait être rattaché. La connexion avec les Zygnémées, suggérée par Lotsy, pourrait combler ce desideratum. Mais Riddle est d'avis que les faits connus sont favorables à l'opinion inverse qui fait dériver les *Basidiobolus* des *Entomophthora*, ceux-ci des *Empusa* qui, par l'intermédiaire des Mucorinées proviennent du groupe des Phycomycètes.

Riddle a fait une bonne étude caryologique des processus sexuels chez les *Entomophthora* et de la formation des azygospores chez les *Empusa*. Mais ses résultats ont été négatifs, en ce sens que les noyaux multiples provenant d'un article isolé ou de deux gamètes sont restés disséminés, sans aucune apparence d'arrangement défini, sans se diviser ni se fusionner, soit au début, soit trois mois après la constitution de la spore. L'auteur pense que cette absence de phénomènes nucléaires liés à l'union des gamètes indique une étroite

¹⁾ Boston Soc. of Natural History, IV, 1888.

²⁾ Bull. Soc. Sciences Nancy, 1887.

³⁾ Nuovo Giorn. botan. ital., VI, 1899.

⁴⁾ La Biologie végétale, Paris, Baillièrre, 1888.

⁵⁾ Amer. Acad. of Arts and Sc., XLII, 1906.

relation avec les *Sporodinia*. Le *Sporodinia* a donné des résultats moins absolument négatifs à Gruber et à Dangeard. De plus, il est difficile de comprendre comment cette indifférence des noyaux peut être intermédiaire entre la fécondation telle qu'elle est décrite chez les Péronosporées et l'acte sexuel des *Basidiobolus*.

On ne connaît donc pas de phénomènes nucléaires connexes de la sexualité chez les Entomophthorées en dehors des *Basidiobolus*. A défaut de documents permettant de rattacher la sexualité des *Basidiobolus* à celle des Phycomycètes, l'hypothèse de Lotsy qui la rattache à la sexualité classique des êtres à cellules uninucléées est la plus probable.

Est-ce à dire que les Entomophthorées sont dénuées d'affinité avec les autres Champignons? Cela n'est pas prouvé. Miss Dale¹⁾ suggère que les *Basidiobolus* pourraient conduire aux *Gymnoascus* où le carpogone et le pollinode sont, au début, uninucléés et, par leur intermédiaire, aux Endomycètes et aux Onygnées. En somme les hypothèses s'entrecroisent sans entraîner jusqu'ici la certitude.

Tandis que chez les Entomophthorées la structure cellulaire pourrait être primitive, l'opinion inverse est soutenue au sujet des Erysiphées où les cellules uninucléées ont été considérées comme des cénocytes transformés par cloisonnement. La structure cénocytaire est permanente chez les Ascomycètes qui ressemblent le plus aux Erysiphées par le dimorphisme sexuel, par exemple chez les Pyronémacées. Lotsy invoque en faveur de l'origine secondaire de la structure cellulaire des Erysiphées l'absence (démontrée par Harper) d'une relation directe entre la mitose et le cloisonnement. Chez les *Basidiobolus*, au contraire, la plaque cellulaire découverte par Fairchild montre l'intime connexion de la division nucléaire et de la division cellulaire.

Les phénomènes sexuels des Erysiphées viendraient donc à l'appui des prévisions de de Bary en rattachant les Ascomycètes aux Phycomycètes.

II.

Les Phycomycètes (réserve faite pour les Entomophthorées qui s'en écartent sur plusieurs points importants) constituent un groupe homogène, et par la structure essentiellement siphonnée de leur thalle et par leurs organes sexuels qui, malgré de notables variations de détail, se rattachent à un même type fondamental. L'élément vivant considéré comme un élément collectif, un cénocyte, d'après le criterium morphologique des noyaux multiples, se retrouve jusque dans les

¹⁾ Annals of Botany, XVII, 1903.

organes sexuels, plus ou moins dimorphes, qu'on a nommés cénogamètes et dans le produit de leur fusion, le cénozygote.

Seul le genre *Monoblepharis* offre, à cet égard, une discordance entre les organes sexuels et le thalle. Ses affinités avec les Sapro-légniées ne sont guère contestées depuis la monographie où Cornu¹⁾ a décrit ce genre. Il paraît rattacher directement cet ordre amphibie aux Algues Siphonées telles que les *Vaucheria*, dont il a les spermatozoïdes mobiles; mais il diffère à la fois des *Vaucheria* et des Sapro-légniées par l'état primitivement uninucléé de l'oogone. Nous ignorons si la simplicité cytologique des gamètes, démontrée par G. de Lagerheim²⁾ est primitive.

Les Sapro-légniées diffèrent des *Monoblepharis*, dont elles ont le thalle et les zoospores, par la siphonogamie et par la pluralité des oosphères susceptibles de se développer dans une oogone. Chaque oosphère contient au début plusieurs noyaux comme l'oosphère unique des *Vaucheria*. Le tube copulateur reçoit les noyaux multiples de l'organe homologue de l'anthéridie.

Malgré ces différences, l'acte sexuel aboutit à la caryogamie entre un noyau mâle et un noyau femelle. C'est du moins ce qui résulte des descriptions de Trow concernant le *Saprolegnia dioica*³⁾, l'*Achlya americana*, var. *cambrica*⁴⁾ et surtout les *A. de Baryana* et *polyandra*.⁵⁾ Trow a vu à l'intérieur de l'oosphère le sommet du tube anthéridien contenant un noyau; il décrit même l'entrée du noyau mâle dans l'oosphère et sa fusion avec le noyau femelle.

Chaque oosphère, dès qu'elle est circonscrite, contient un seul noyau. Mais le nombre des oosphères est inférieur au nombre des noyaux de l'oogone, multipliés comme les noyaux de l'anthéridie par une mitose générale suivie d'une mitose partielle. Tous les noyaux surnuméraires entrent en dégénérescence tandis que les noyaux sexuels se répartissent entre les oosphères. Leur qualité de noyaux femelles ne semble pas préexister à leur pénétration dans l'oosphère où ils sont attirés par un corpuscule spécial que Trow nomme *ovocentrum*. Le noyau de chaque oosphère, de même que le noyau mâle qui va s'acheminer vers lui, possède un centrosome et des asters qui disparaissent, ainsi que l'ovocentre, avant l'union des noyaux.

Les choses ne se passent pas toujours d'une façon aussi classique. Dès 1895, Trow remarque que chez le *Saprolegnia dioica*, si la fécondation est de règle, la fusion des noyaux est tardive; la fécondation fait parfois défaut chez les *S. mixta* et *Achlya americana*; le *S. Thureti*

¹⁾ Ann. sc. nat., Bot., 5^e série, XV, 1872.

²⁾ Sv. Vetensk. Ac., XXV, 1899.

³⁾ Annals of Botany, IX, 1895.

⁴⁾ Annals of Botany, XIII, 1899.

⁵⁾ Annals of Botany, XVIII, 1904.

forme normalement ses oospores sans que les anthéridies se soient mises en rapport avec l'oogone. Mais Trow ne voit là que des altérations secondaires du processus sexuel normal.

Wager¹⁾ a bien reconnu dans la jeune oosphère le stade uninucléé suivi d'un stade à 2 noyaux, dont l'un est appliqué à la cloison de l'oosphère à proximité du tube anthéridien, puis un noyau unique susceptible d'être considéré comme le produit de la fusion de ces deux noyaux. Mais il n'a jamais constaté la présence d'un prolongement du tube anthéridien dans l'oosphère, bien qu'il ait examiné des centaines de coupes. Il réserve prudemment son adhésion à la théorie de Trow.

Hartog au contraire la combat vivement en se basant, d'une part sur le résultat constamment négatif de ses propres observations, d'autre part sur des considérations théoriques qui l'ont amené à attribuer à d'autres procédés une réjuvenescence compensant la sexualité perdue.

Dans une note présentée au congrès de British Association à Londres en 1892, Hartog cite les oospores de Saprolegniées comme le produit d'un type particulier de paragénèse, qu'il nomme paragamie ou endocaryogamie apocytiale. Il développe la même idée en 1895²⁾ puis en 1899.³⁾

Suivant Hartog, l'ensemble des Saprolegniées est apogame. La présence d'anthéridies et d'oogones n'implique pas la nécessité de la fécondation; ce sont là des organes qui ont perdu leur fonction. Il a bien observé, comme Trow, deux noyaux de taille inégale dans la jeune oosphère, mais dans ce cas il n'y avait aucune trace de branche anthéridienne en rapport avec cet organe. A son avis ce stade binucléé n'est qu'un des termes du passage de l'état multinucléé primitif à l'état uninucléé de l'oospore. L'oosphère des Saprolegniées en général serait le théâtre d'une évolution nucléaire signalée par Fisch⁴⁾ chez les *Pythium*, c'est-à-dire dans un genre que la systématique rattache parfois aux Saprolegniées, bien que diverses propriétés biologiques aient conduit de Bary à le ranger parmi les Péronosporées. Chez le *Pythium* l'oogone contient au début de 10 à 20 noyaux; l'oosphère, unique au moment où la cellule anthéridienne envoie un prolongement jusqu'à elle, contient, comme cette dernière, un noyau unique. Fisch dit que les noyaux de l'oogone se fusionnent deux à deux pour constituer le noyau femelle définitif et il suppose que le noyau mâle résulte d'une fusion progressive analogue. L'opinion de Fisch au sujet du *Pythium* paraît devoir être abandonnée d'après

¹⁾ Annals of Botany, XIII, 1899.

²⁾ Irish Ac., XXX, 1895.

³⁾ Annals of Botany, XIII, 1899.

⁴⁾ 58. Vers. deut. Naturf. u. Aerzte, Strasbourg 1885.

les travaux de Miyake.¹⁾ Hartog a figuré, chez les *Saprolegnia* et *Achlya*, divers aspects d'après lesquels les noyaux multiples du début semblent bien se fondre deux à deux et rien n'indique que cette fusion soit le prélude d'une commune destruction. Par le progrès naturel de cette association, il arrive nécessairement un moment où il n'y a plus que deux noyaux dans chaque oosphère et la fusion de ces deux noyaux n'est que la dernière étape de l'endocaryogamie des éléments femelles, indépendamment de tout apport de noyaux anthéridiens. On l'observe aussi bien dans les oogones accompagnées d'anthéridies que dans les cas de parthénogénèse apparente.

Il ne nous appartient pas de critiquer les observations de Trow ni celles d'Hartog. Peut-être sont-elles également exactes et moins inconciliables qu'elles n'ont paru tout d'abord. Le principal enseignement qui en découle, c'est que, dans la famille des Saprolegniées où les signes extérieurs de la différenciation sexuelle ont été les premiers signalés par Pringsheim, et où ils semblent plus clairs que chez la plupart des Phycomycètes, la fusion d'un noyau d'origine extérieure avec un noyau d'oosphère n'est pas nécessaire à la formation de l'oospore. Sur ce point tous les observateurs sont d'accord.

Dans les cas étudiés par Hartog, l'association des noyaux-soeurs remplace l'intervention d'un noyau mâle. Wager a souligné l'analogie de ce phénomène avec les cas de parthénogénèse signalés par Brauer chez les *Artemia* où le noyau de l'œuf se fusionne avec le second noyau polaire. Hartog est d'avis que l'endocaryogamie, sans avoir toute la valeur de la fécondation, en assure un des effets importants, la réjuvenescence.

Bradley Moore Davis²⁾ a suivi avec soin l'oogénèse chez les *Saprolegnia mixta* apogames. Les noyaux multiples de l'oogone se divisent simultanément par mitose. Les rudiments d'oosphères se développent autour de condensations plasmatiques qui ne sont pas des noyaux malgré leurs propriétés chromatiques spéciales, et qui exercent sur les noyaux une attraction probablement trophotactique. Stevens a découvert une différenciation analogue dans l'oosphère des Péronosporées et a créé pour ces accumulations plasmatiques le nom de cénocentres que Davis adopte dans le cas du *Saprolegnia*. Tous les noyaux dégénèrent à l'exception d'un seul, plus rarement de deux ou trois qui ont subi l'attraction du cénocentre. L'attraction sexuelle qui fait défaut serait suppléée dans un certain sens par l'attraction chimique du cénocentre. Mais ce phénomène qui assure une vigueur exceptionnelle au noyau privilégié n'est qu'un phénomène végétatif suffisant pour amener, au même titre que l'acte

¹⁾ Annals of Botany, XV, 1901.

²⁾ Botanical Gazette, XXXV, 1903.

sexuel classique, la formation des spores et la reproduction qui en dépend.

Il reste bien des détails à préciser pour saisir dans toute leur amplitude les variations et les transformations du processus sexuel chez les Saprologéniées. Ce qui nous frappe: c'est que l'évolution nucléaire s'écarte du schéma classique de la fusion d'un noyau mâle avec un noyau femelle ou n'y revient que par des détours dès que la structure cellulaire perd sa simplicité première dans les organes sexuels aussi bien que dans l'appareil végétatif. Malgré le dimorphisme apparent des organes sexuels, l'acte sexuel qui s'accomplit entre eux semble inachevé et l'on a de sérieuses raisons d'admettre que ces organes sont sur la voie de l'incapacité fonctionnelle.

L'ordre des Péronosporinées a été l'objet d'observations plus nombreuses dont les résultats sont aussi variés; mais loin de donner l'impression d'une débâcle de la sexualité comme chez les Saprologéniées, ces résultats s'enchaînent et, quand on les ordonne en série, on croit assister à une crise des localisations sexuelles provoquée par la cénoctie. Les principales étapes de cette évolution sont fixées chez les divers représentants du groupe et se prêtent aujourd'hui à une interprétation rationnelle. Ce résultat n'a pas été atteint d'emblée.

Au début des études caryologiques, il était naturel de supposer que la formation de l'œuf s'accomplissait suivant un type uniforme au moins dans des groupes étendus. On songea donc moins à préciser les détails de chaque cas particulier qu'à y relever quelque indice des phénomènes généralement répandus chez les êtres où la sexualité a été d'abord étudiée dans ses localisations nucléaires. C'est ainsi que Chmielewski¹⁾, ayant vérifié les observations d'Eidam sur les *Basidiobolus*, croit retrouver chez les *Albugo* un noyau unique dans l'oogone jeune, dans l'anthéridie, dans l'oospore et conclut que ce dernier résulte de la fusion des noyaux mâle et femelle.

Dangeard²⁾ au contraire, partant de l'observation de l'*Ancylistes Closterii* où les noyaux, multiples dans l'oogone comme dans l'anthéridie, se retrouvent ensemble dans l'oogone sans se fusionner, admet que chez les *Albugo*, les oospores sont également formées par le concours d'éléments sexuels plurinucléés. Dangeard généralise cette opinion et l'applique aux oospores de *Peronospora*, de *Pythium*, de *Saprolegnia*.

Fisch³⁾ était plus près de la vérité. Il avait bien constaté que, chez l'*Albugo* comme chez le *Pythium*, le noyau unique de l'œuf provient de la fusion d'un noyau unique mâle avec un noyau unique femelle, mais que ce stade uninucléé est précédé, sûrement dans

¹⁾ Arbeiten d. Neurussisch Naturf. Gesellsch., Odessa, XIII, 1888.

²⁾ C. R. Ac. Sc., 1890. — Le Botaniste, 1^e série, 1890.

³⁾ loc. cit., 1885.

l'oogone, probablement dans l'anthéridie, d'un stade plurinucléé. Le fait a été vérifié pour les *Pythium* comme pour certains *Albugo*. On a seulement critiqué la façon dont Fisch interprétait le passage du stade plurinucléé au stade uninucléé.

G. de Istvánffi¹⁾ constate également la pluralité des noyaux.

Déjà pendant cette première période d'observations partielles et de généralisations prématurées, H. Wager²⁾, inaugurerait par l'étude du *Peronospora parasitica* et de l'*Albugo candida* la série de recherches précises qu'il va poursuivre lui-même³⁾, parallèlement à Istvánffi⁴⁾ qui étudie l'*Albugo Portulacæ*, à A. N. Berlese⁵⁾ qui s'adresse à l'*Albugo Portulacæ* et à divers *Peronospora*, à Stevens⁶⁾ qui répand la plus vive lumière sur l'évolution des divers *Albugo*, à Davis⁷⁾ qui reprend l'examen de l'*Albugo candida*, à Ruhland⁸⁾ qui s'occupe de l'*Albugo Lepigoni* et de diverses Péronosporacées, à Rosenberg⁹⁾ qui décrit la fécondation du *Plasmopara alpina*.

Par la comparaison du *Peronospora* à l'*Albugo*, Wager constatait, dès 1889, que l'oospore mûre contient, tantôt un seul noyau, tantôt plusieurs, tandis que l'oogone jeune, comme l'anthéridie, est toujours plurinucléée. Il saisit fort bien le mécanisme de la transformation de l'état plurinucléé initial en l'état uninucléé qui est réalisé au moment de la fécondation chez le *Peronospora parasitica*. Tous les noyaux primitifs se groupent définitivement dans le périplasme, à l'exception d'un seul qui se trouve dans l'ooplasme au moment de l'arrivée du tube fécondateur. Wager pensait que le noyau femelle résulte de la fusion de deux noyaux préexistants. C'était peut-être une reminiscence de la théorie de Fisch. Il a expliqué plus tard (1899) qu'il avait été induit en erreur par la présence de la masse chromatique centrale appelée cénocentre par Stevens et vers laquelle se dirigent successivement le noyau femelle puis le noyau mâle. Les études de Ruhland font songer à une autre cause de confusion. Cet observateur a démontré que, chez les représentants les plus divers de l'ordre des Péronosporinées, le noyau unique de l'ooplasme se divise et qu'un des noyaux-filles dégénère avant la fécondation; or un stade de la division peut, si l'on n'est prévenu, en

¹⁾ Magyar Növenytany Lapok, XIII, 1889.

²⁾ Annals of Botany, IV, 1889.

³⁾ Brit. Assoc. Reports, 1892. — Annals of Botany, X, 1896, p. 89 et p. 295. — Ibid., XIV, 1900.

⁴⁾ Ber. deut. botan. Gesellsch., XIII, 1895.

⁵⁾ Jahrb. wiss. Botanik, XXXI, 1898.

⁶⁾ Botanical Gazette, XXVIII, 1899. — Ber. deut. botan. Gesellsch., 1901. — Botanical Gazette, XXXII, 1901.

⁷⁾ Botanical Gazette, XXIX, 1900.

⁸⁾ Beibl. Hedwigia, 1902.

⁹⁾ Sv. Vet. Akad. Handl., XXVIII, 1903.

imposer pour un stade de caryogamie. Wager observe la pénétration du tube fécondateur dans l'oosphère, puis un nouveau stade à deux noyaux et enfin le stade ultime à noyau unique. Bien qu'il n'ait pas constaté directement le passage d'un noyau de l'anthéridie dans l'oosphère, ni la fusion des deux noyaux, il suppose avec une grande vraisemblance que le noyau définitif provient de la copulation du noyau central de l'oosphère avec le noyau anthéridien.

Chez le *Peronospora parasitica* nous retrouvons donc, au début de la formation de l'oospore, les deux actes essentiels des phénomènes sexuels classiques: 1^o le rapprochement de deux rameaux offrant la différenciation apparente d'un organe mâle et d'un organe femelle et 2^o la fusion de deux noyaux provenant respectivement de ces deux organes. Il est bon de remarquer que ce dernier acte n'est pas instantané; d'après la remarque de Wager, les deux noyaux restent longtemps juxtaposés et distincts; c'est seulement pendant la maturation de l'oospore qu'ils se confondent en un seul.

Si nous synthétisons les résultats des recherches de ces dernières années, nous retrouvons une évolution nucléaire semblable, dans ses traits essentiels, à celle du *Peronospora parasitica*, chez les *Peronospora Alsinearum*, *Violae*, *affinis*, *Plasmopora densa* d'après Ruhland, chez *Sclerospora graminicola* d'après Stevens et Ruhland, chez le *Plasmopara alpina* d'après Rosenberg.

On connaît d'autres espèces où l'oospore mûre contient des noyaux multiples, par suite d'une division secondaire du noyau de conjugaison primitivement unique comme dans les cas précédents. Berlese admet qu'il en est ainsi chez le *Peronospora Ficariae* et le *Per. parasitica*; pour ce dernier cependant Wager a observé des oospores mûres uninucléées; mais le fait est certain pour plusieurs *Albugo* (*A. candida* d'après Wager, *A. Tragopogonis* d'après Stevens, *A. Lepigoni* d'après Ruhland).

Ces différences dans le développement de l'oospore nous montrent l'indépendance de cet organe à l'égard de l'acte sexuel qui prélude à sa formation. L'oospore est un organe reproducteur qui, tantôt demeure monosporé, tantôt se divise en nombreuses zoospores. Wager a donné une bonne interprétation de ces variations: les différences dans l'évolution du noyau pendant la maturation de l'oospore sont probablement en connexion avec le mode de germination. De Bary avait déjà remarqué que certains espèces émettent un tube germinatif, tandis que d'autres mettent en liberté des zoospores multiples; quelques-unes se comportent de l'une ou de l'autre de ces manières selon les circonstances. Il peut se faire, dit Wager, que la condition uninucléée de l'oospore indique une tendance à la germination par tube, la condition multinucléée une tendance à l'émission de zoospores. Wager observe aussi que les espèces où la fusion

des noyaux sexuels est différée gardent généralement un noyau unique dans l'oospore mûre. La numération des noyaux dans l'organe conservateur issu de la fécondation ne nous donne pas, en définitive, de renseignement direct sur l'acte sexuel lui-même.

Dans tous les cas précédents l'oospore, uninucléée ou plurinucléée, provient d'une oogone plurinucléée, mais un seul des noyaux primitifs participe à sa formation après s'être fusionné avec un noyau également unique provenant du rameau mâle, bien que celui-ci livre plusieurs noyaux à l'oogone, par exemple chez l'*Albugo Tragopogonis*.

Bien que l'oogone et le tube anthéridien plurinucléés soient évidemment homologues des gamétanges (ou mieux gamétocystes) qui fournissent des gamètes égaux, mobiles, uninucléés, chez un grand nombre d'Algues Siphonées, il est clair qu'ils se comportent ici comme de simples gamètes puisque c'est sur eux que s'exerce l'attraction sexuelle. Il est également clair que ces cénogamètes, en dépit de la pluralité des noyaux, sont centrés comme de simples cellules et que les noyaux du cénogamète mâle ne sont pas individuellement attirés par les noyaux du cénogamète femelle.

Les noyaux ne s'attirent pas; ils sont poussés l'un vers l'autre par une force attractive qui réside dans chaque cénogamète et qui se révèle en dehors d'eux par une différenciation apparente du centre de l'oogone. Ce centre est occupé par une condensation plasmatique spéciale, fixant vivement les colorants, nommée cénocentre par Stevens. Le cénocentre est particulièrement net chez l'*Albugo candida*. L'oogone subit une zonation qui la divise en ooplasme et périplasme; tous les noyaux sont relégués dans le périplasme à l'exception d'un seul sur lequel le cénocentre paraît exercer une action attractive et nourricière, ce que l'on pourrait appeler une action trophotactique. Ce noyau n'a primitivement rien qui le distingue et il n'y a pas de raison de le croire prédestiné au rôle effectif de noyau sexuel; c'est le premier occupant et dès que sa pénétration a modifié les propriétés du cénocentre, celui-ci exerce une action répulsive sur les autres. Ces faits sont inintelligibles si les noyaux sont le siège exclusif ou même le siège principal de l'attraction sexuelle.

Les cénogamètes arrivent en définitive à produire un zygote du type habituel par fusion de deux noyaux, l'un mâle, l'autre femelle. On pourrait voir dans ce phénomène le réveil d'un puissant atavisme qui amène la régénération de la structure cellulaire typique, uninucléée au moment de la formation de l'œuf. Le fait est intéressant; il nous montre la réalisation de cette structure dans des circonstances qui semblent bien défavorables à son apparition; mais il nous montre aussi que, même dans ce cas, le rôle du noyau est subordonné à d'autres influences qui dominent l'acte sexuel.

Il existe aussi des cas où l'acte sexuel ne se concentre pas sur une paire de noyaux, où les cénogamètes sont moins rigoureusement centrés et où, malgré la différenciation de l'ooplasme et du périplasme, le cénocentre reste rudimentaire et n'assure pas à un seul noyau femelle un rôle sexuel exclusif. Dans ce cas l'oospore plurinucléée provient d'une oosphère qui n'a cessé d'être elle-même plurinucléée, même au moment de la caryogamie.

Stevens a découvert ce fait remarquable. Chez *Albugo Bliti* et *A. Portulacae* les noyaux de conjugaison sont multiples et les nombreux noyaux (jusqu'à 100 chez *A. Bliti*) de l'oospore mûre sont les produits immédiats de la fusion d'autant de noyaux femelles avec autant de noyaux mâles. Comme chez les autres Péronosporinées, l'oogone présente la zonation qui sépare le périplasme de l'ooplasme. Tous les noyaux passent à ce moment dans la zone externe où ils se divisent. Les noyaux extérieurs ou tangents à la surface qui sépare l'ooplasme du périplasme laissent leurs noyaux-filles dans le périplasme; chacun des fuseaux chevauchant sur cette surface donne un noyau au périplasme et un à l'ooplasme. Les noyaux multiples de l'oosphère composée s'unissent chacun à un noyau provenant de l'anthéridie. Ici donc l'état plurinucléé s'observe, non seulement dans la chronisporie, mais aussi dans le produit immédiat de la fécondation.

Ce produit immédiat de la fécondation, ce zygote plurinucléé est-il un œuf? Nous ne pouvons évidemment lui donner ce nom sans en modifier l'acception commune, puisque l'œuf est envisagé comme le produit de la combinaison de deux cellules centrées autour d'un noyau. Mais ce n'est pas seulement dans ce cas extrême que la notion de l'œuf perd de sa précision théorique. Nous ne saurions dire à quel moment commence l'œuf dans les cas où la fusion de l'unique noyau mâle avec l'unique noyau femelle est ajournée jusqu'à une période plus ou moins tardive du développement de la chronisporie comme chez divers *Peronospora*.

Nous ne trouvons pas, chez les Péronosporinées, la limite tranchée dans le temps et dans l'espace que l'on a l'habitude d'assigner à deux générations, à deux personnes. Mais on aurait tort d'en conclure que ces Champignons se séparent par là des autres êtres vivants. Ils nous rappellent simplement que le point géométrique et l'instant chronologique sont des abstractions dont la réalité ne saurait être prouvée par l'observation. Nous en concluons plutôt que ces êtres exceptionnels sont particulièrement propres à corriger nos vieilles habitudes intellectuelles et à nous fournir des documents réels sur un phénomène biologique des plus essentiels et dont les manifestations morphologiques sont des plus variées.

Quel est le type primitif, de celui de l'*Albugo candida* où la sexualité aboutit à l'union d'un noyau mâle avec un noyau femelle

ou de celui de l'*Albugo Bliti* où des fusions multiples s'effectuent entre les noyaux mâles et les noyaux femelles réunis en grand nombre dans le cénozygote? C'est vraisemblablement celui de l'*Albugo Bliti* où les cellules sexuelles primitives ont gardé une certaine personnalité tout en restant confondues dans le cénocyte. Le retour à la condition habituelle du zygote par fusion de deux noyaux chez l'*Albugo candida* est accompagné d'une haute division du travail et d'une centralisation secondaire du cénocyte. Stevens invoque en outre à l'appui de cette théorie les variations d'un organe copulateur qui, partant de l'ooosphère vers l'anthéridie, semble indiquer l'équivalence primitive des organes des deux sexes. Cet organe nommé papille réceptive atteint son plus haut développement chez l'*Albugo Bliti*. C'est une saillie renfermant un cytoplasme dense sans noyau, qui plonge dans l'anthéridie; celle-ci de son côté réagit et la communication s'établit entre les protoplasmes des deux sexes avant que les noyaux entrent directement en jeu. La papille réceptive est encore très développée chez l'*Albugo Portulacae*; elle l'est beaucoup moins chez l'*Albugo Tragopogonis* où les noyaux anthéridiens pénètrent, nombreux encore, dans l'oogone, mais où l'ooplasme centré autour d'un noyau femelle n'admet qu'un seul noyau mâle. La papille est réduite à son minimum chez l'*Albugo candida* où les deux gamètes sont de bonne heure individualisés comme éléments physiologiquement uninucléés.

La réduction progressive de la papille réceptive est sensiblement inverse de celle du cénocentre qui est un organe d'origine récente.

Si profondes que soient les variations des gamètes chez les Péronosporinées, elles doivent être tenues pour accessoires, car le processus sexuel se maintient dans ses traits essentiels et, selon la remarque de Ruhland, la parthénogenèse ne s'observe pas dans ce groupe.

Chez le *Myzocyttium vermicolum* Zopf étudié par Dangeard¹⁾ au point de vue caryologique, l'union des cénogamètes aboutit, comme chez l'*Albugo candida*, à la fusion d'un noyau mâle avec un noyau femelle. Tous les noyaux dégénèrent à l'exception d'un seul dans l'oogone, qui en contenait primitivement 8 et probablement dans l'anthéridie, où il y en avait seulement 2. D'après Dangeard, ce mode de sexualité peut être considéré comme le prototype de celui des Péronosporées; il lui semble que la dégénérescence des noyaux du cénogamète femelle soit la conséquence directe du nombre réduit des énergides mâles de l'anthéride. Si réellement le *Myzocyttium* était un prototype, cette explication semblerait douteuse, puisque l'anthéridie contient aussi un noyau sans emploi. On a d'aussi bonnes raisons d'envisager le *Myzocyttium* comme une Péronosporée réduite par suite

¹⁾ Le Botaniste, 9^e série, 1906.

de la petitesse de son hôte. Mais le fait important, qui reste en dehors des vues spéculatives, c'est que ce genre se dégage de l'ensemble hétérogène des Chytridinées par une affinité positive de ses organes sexuels avec ceux des Péronosporées. Les zoospores ont aussi le même type biflagellé. Schenk¹⁾ avait pressenti ses affinités réelles puisqu'il le décrivit d'abord sous le nom de *Pythium*.

D'après les observations de K. Miyake²⁾ le *Pythium de Baryanum* forme son oospore uninucléée à la suite d'un acte sexuel analogue à celui d'*Albugo candida* et de *Myzocythium*; mais le nombre primitif des noyaux est moindre que dans le premier genre, plus élevé que dans le second; on en compte 4 dans l'anthéridie.

Nous ne possédons pas encore de renseignements complets sur la destinée des noyaux dans les cénogamètes des Mucorinées. Dangeard et Maurice Léger³⁾ signalent dans les gamètes réunis de nombreux noyaux, d'abord semblables, puis séparés en deux catégories, les uns plus petits, les autres beaucoup plus gros. Au cours du développement de la zygospore, tous les noyaux deviennent semblables, puis invisibles. Dans la zygospore mûre les auteurs distinguent trois aspects qui peut-être, disent-ils, sont en rapport avec la fécondation; le premier offre des sortes de vacuoles dont une centrale très grosse, à paroi colorée en rouge; le second présente un corpuscule sphérique, dense, rouge foncé, entouré d'une zone incolore; dans le troisième, la zygospore montre deux corpuscules sphériques ressemblant, à s'y méprendre, à des noyaux nucléolés, tels qu'on les rencontre dans les plantes supérieures.

La préoccupation de Dangeard et Léger est, on le voit, de ramener l'acte sexuel des Mucorinées au schéma classique de l'union d'un noyau mâle avec un noyau femelle.

Maurice Léger⁴⁾ poursuit seul ses recherches dans la voie où il s'était engagé avec Dangeard et croit trouver les termes intermédiaires entre les noyaux multiples du début et les noyaux sexuels réduits à deux noyaux volumineux. Toutefois il reste une lacune dans la série des observations et elle se trouve malheureusement au moment essentiel. A l'instant précis où tous les noyaux disparaissent, on voit apparaître deux groupes de petites sphères nues, granuleuses et denses, que Léger nomme sphères embryogènes. A un stade plus avancé, dans chaque groupe, toutes les sphères embryogènes se fusionnent en un corps qui s'entoure d'une double membrane et prend

¹⁾ Verhandl. phys. med. Gesellsch. zu Würzburg, VIII, 1857.

²⁾ Annals of Botany, XV, 1901.

³⁾ C. R. Acad. Sc. Paris, 1894.

⁴⁾ Recherches sur la structure des Mucorinées, Poitiers, 1895.

le nom de sphère embryonnaire. Les azygospores en présentent une seule. Les sphères embryonnaires perdent leur membrane à la germination et l'on aperçoit des noyaux multiples dans leur contenu mélangé.

Les sphères embryogènes et les sphères embryonnaires de L'éger n'ont pas été revues par d'autres observateurs. Dangeard¹⁾ est le premier à en contester formellement l'existence et déclare qu'il ignore si tous les noyaux se détruisent dans la zygosporé, sauf deux qui s'uniraient en un seul noyau sexuel, ou si, au contraire, la zygosporé renferme plusieurs oosphères non individualisées à chacune desquelles correspondrait une fusion de deux noyaux sexuels.

Ed. Gruber²⁾ examinant des zygosporés de *Sporodinia* sectionnées à différents âges trouve constamment des noyaux très nombreux de dimensions peu variables. Il constate une sorte de zonation, d'ailleurs éphémère; les noyaux se montrent en couche plus dense à la périphérie, de 8 à 15 jours après la copulation; puis leur répartition redevient sensiblement homogène. Gruber suppose que la portion centrale constitue une sorte d'ooplasme composé, siège de fusions multiples comme chez l'*Albugo Bliti*.

Dangeard³⁾ poursuit la solution du problème sur le même *Sporodinia* et aussi sur le *Mucor fragilis* qui a l'avantage d'avoir des zygosporés bien plus petites, ne contenant au début que de 40 à 100 noyaux. Pendant la période de croissance de la zygosporé, les noyaux augmentent progressivement de grosseur et ils possèdent un gros nucléole; leur forme est sphérique. Vers la fin de cette période les noyaux deviennent plus nombreux: une moyenne des numérations permet d'admettre qu'ils ont doublé de nombre. Cette multiplication semble se faire par mitose. Plus tard on retrouve sensiblement le nombre initial; mais ce retour est précédé d'une phase dans laquelle beaucoup de noyaux présentent des figures qui indiquent leur accouplement deux à deux. Mais toutes les fusions ne sont pas simultanées.

La mitose qui précède la conjugaison la facilite en poussant l'un vers l'autre les noyaux des deux gamétanges par suite de l'intervalle toujours considérable qui sépare les spirèmes à l'anaphase et de la faible épaisseur de la membrane des noyaux naissants. Dangeard, on le voit, considère comme faible l'attraction sexuelle entre les noyaux des deux cénogamètes, puisque leur fusion exige une cause extérieure de mélange qui les rapproche. Comme chez les Péronosporées les noyaux semblent jouer un rôle relativement passif dans l'accomplissement de l'acte sexuel. Nous ne voyons pas de cénocentre chez les Mucorinées; les amas chromatiques pris d'abord pour des

¹⁾ Le Botaniste, 4^e série, 6^e fasc., janv. 1896.

²⁾ Ber. dent. bot. Ges., XIX, 1901.

³⁾ C. R. Acad. Sc. Paris, 1906. — Le Botaniste, 9^e série, 1906.

noyaux plus volumineux sont, d'après Dangeard, des produits de sécrétion n'exerçant pas d'attraction appréciable sur les noyaux.

Il est regrettable que les phénomènes nucléaires soient totalement inconnus dans les zygospores morphologiquement hétérogames et dans les azygospores. Dans les Mucorinées isogames étudiées par Dangeard il semble que la majorité des noyaux s'unissent 2 à 2 si l'on en juge d'après les numérations. Pourtant on aperçoit, généralement au voisinage de la membrane, quelques noyaux en dégénérescence. Ce sont, pour Dangeard, ceux qui n'ont pas trouvé à s'apparier. On constaterait donc un rudiment de périplasme, comme chez les Péronosporées.

Il y aurait lieu aussi de déterminer si les phénomènes nucléaires sont les mêmes chez les Mucorinées homothalliques et hétérothalliques. Le *Sporodinia* est homothallique et monoïque; la condition du *Mucor fragilis* n'est pas déterminée. En attendant, les observations de Blakeslee sur la germination des zygospores dont chacune, chez le *Phycomyces* par exemple, fournit à la fois des thalles mâles, des thalles femelles et des thalles unisexués, paraissent démontrer, beaucoup plus clairement que les phénomènes caryologiques, qu'une même zygospore cumule les propriétés de plusieurs œufs dont chacun produirait un sexe défini. Il serait important de savoir si les 3 sortes de thalles proviennent également de noyaux conjuguées, ou si les noyaux non accouplés ne continuent pas parfois à végéter dans les thalles nouveaux avec les caractères sexuels qu'ils possédaient avant leur passage dans la zygospore. En somme les Mucorinées ont donné d'importants résultats par l'emploi séparé de la technique expérimentale et de la technique micrographique. La combinaison des deux techniques en promet de plus importants encore ou du moins de plus complets.

L'*Ancylistes Closterii* présente avec les Mucorinées un caractère commun: il a des cénogamètes plurinucléés. Dangeard qui avait étudié ce type à une époque où les phénomènes nucléaires étaient inconnus chez les Phycomycètes¹⁾ y est revenu dans son mémoire récent. Il constate de nouveau que les noyaux se mélangent dans la zygospore sans se rapprocher et sans se fusionner; mais ce cas reste aujourd'hui entièrement isolé et exceptionnel. Comme l'attraction sexuelle entre les deux cénogamètes est manifeste, c'est un exemple d'acte sexuel qui ne retentit en rien sur l'individualité des noyaux. Les thalles d'*Ancylistes* sont généralement dioïques comme l'a établi Pfitzer.²⁾ Cette dioecie n'est pas constante, car Dangeard a vu deux articles voisins d'un même thalle fonctionner respectivement comme oogone et comme anthéridie. Il serait néanmoins très utile

¹⁾ Bull. Soc. linn. Normandie, X, 1886.

²⁾ Monatsber. k. Ak. Wiss. Berlin, 1872.

de chercher si la spore issue de conjugaison sans fusion nucléaire donne habituellement des thalles unisexués ou des thalles se divisant en individus indifféremment mâles et femelles.

Bien que l'étude des noyaux dans les organes sexuels des Phycomycètes n'ait pas dit le dernier mot sur tous les problèmes qui s'y rattachent, elle fournit des résultats remarquables, souvent imprévus et difficiles à classer. Tous les auteurs s'accordent pour rattacher cette crise de la sexualité, chez les Champignons comme chez les Phanérogames, à la suppression du milieu aquatique dans lequel se déplaçaient activement les gamètes primitifs réduits à une cellule à membrane rudimentaire. Les *Monoblepharis* avec leurs gamètes uninucléés et leur thalle siphonné représentent peut-être un vestige de l'état primitif, persistant dans les organes sexuels. Lorsque les gamètes primitifs ne s'individualisent plus, l'attraction sexuelle, accélérée, se manifeste entre les gamétocystes qui, conservant la structure cénocytique du thalle, deviennent des cénogamètes. Les noyaux disséminés dans le zygote peuvent rester indifférents (*Ancylistes*) ou se comporter comme des gamètes indépendants; le cénozygote contient alors des mérozygotes susceptibles de montrer un certain degré d'individualisation (*Mucorinées*, *Albugo Bliti*). Enfin une nouvelle centralisation se réalise dans le cénozygote diffus et retentit sur les noyaux dont l'un, plus spécialement influencé par cette centralisation, quoiqu'il n'en ait pas pris l'initiative, reprend la qualité de noyau de gamète (*Albugo candida* etc.). Cette série indique approximativement l'enchaînement des phénomènes sans que nous ayons la preuve qu'elle représente l'ordre phylogénétique de l'évolution.

Le principal enseignement qui se dégage de ces découvertes, c'est que le noyau joue dans l'acte sexuel un rôle si important, que la structure cellulaire, compromise un moment, revient par une voie détournée dans les éléments fonctionnant comme gamètes, mais c'est aussi que ce rôle n'est pas initial ni absolument indispensable, puisqu'il peut s'effacer ou se laisser ajourner sans que la sexualité soit du même coup abolie.

III.

Le carpogone et le pollinode, lors même qu'ils sont différenciés comme l'oogone et l'antheridie des Phycomycètes, naissent en général du même thalle et en des points très rapprochés. La différenciation sexuelle se manifeste donc tardivement au moment qui précède l'union des vésicules ou tubes sexuels, des gamétocystes mâle et femelle.

Le *Dipodascus albidus*, découvert par G. de Lagerheim¹⁾ dans l'écoulement gélatiniforme qui s'échappait d'une blessure d'un *Puya*. Broméliacée de l'Ecuador, fut retrouvé en Suède par O. Juel²⁾ qui en étudia la caryologie avec le plus grand soin. Le carpogone et le pollinode naissent d'articles plus ou moins éloignés, parfois de chaque côté de la cloison qui sépare deux articles contigus. Semblables au début et renfermant, comme les articles dont ils procèdent, de nombreux noyaux uniformes, ils se distinguent en ce que l'un d'eux, après que leurs cavités sont réunies, cesse de s'accroître, tandis que l'autre se développe aux dépens de leurs protoplasmes associés. Parmi les noyaux primitivement homogènes, on en distingue bientôt deux plus volumineux, probablement un mâle et un femelle, puis un seul encore plus grand résultant de l'union des noyaux sexuels. La fonction reproductrice, c'est-à-dire la formation des spores, ne s'accomplit pas à l'intérieur de l'organe femelle, ce qui distingue le carpogone de l'oogone des Phycomycètes. Un long sac part de l'oogone et reçoit: 1° le noyau de conjugaison qui, par divisions répétées fournit les noyaux des spores, 2° les noyaux non conjugués, restés petits, qui dégénèrent et fournissent les matériaux de la formation des spores. Juel a souligné l'analogie de ce processus avec l'évolution nucléaire décrite chez l'*Albugo candida* par Wager (1896), Davis (1900), Stevens (1901), chez le *Peronospora parasitica* par Wager (1900) et chez le *Pythium de Baryanum* par Miyake (1901).

La sexualité et la reproduction se dissocient encore davantage chez le *Pyronema confluens*; car si la fusion du carpogone avec le pollinode et la formation des spores s'accomplissent également dans une partie nettement différenciée à l'égard des filaments diffus du thalle nourricier et désignée, par simple analogie, sous le nom de fructification ou de fruit, ces deux actes s'accomplissent aux deux termes extrêmes du développement de ce fruit. Les organes sexuels se montrent: dans le temps au début, dans l'espace à la base; les organes sporifères à la fin et au sommet.

Le *Pyronema* est l'un des types qui avaient inspiré à de Bary sa théorie de la sexualité des Ascomycètes. Comme pour les Erysiphées nous devons à Harper³⁾ les premières preuves de l'intervention des noyaux dans la fusion des sexes. Le carpogone se distingue de bonne heure par sa forme de flacon à long col. Le col muni, comme le ventre, de nombreux noyaux s'isole par une cloison à la base, tandis que son sommet se met en relation avec le pollinode et fonctionne comme trichogyne. Les noyaux dégénèrent dans le tricho-

¹⁾ Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., XXIV, 1892.

²⁾ Flora, Ergänzungsband, 1902.

³⁾ Annals of Botany, XIV, 1900.

gyne, dont le contenu exerce sans doute une action chimiotactique sur celui de l'anthéridie, car tous les noyaux mâles l'envahissent, puis passent de là dans le ventre du carpogone dont la cloison séparatrice s'est résorbée. On voit ensuite les noyaux copuler deux à deux dans le carpogone et il est à supposer, comme Dangeard l'a fait pour les zygosporées des Mucorinées, que chaque couple contient un noyau mâle et un noyau femelle. Il reste des noyaux petits à côté des noyaux de conjugaison: ce sont apparemment les noyaux superflus résultant de leur surabondance dans le carpogone comparé au pollinode.

Nous avons donc chez le *Pyronema confluent* des cénogamètes donnant un cénozygote comme chez l'*Albugo Bliti* et les Mucorinées. Le cénozygote émet de nombreux filaments ascogènes et se vide à leur profit. Les rameaux terminaux ou latéraux de ces filaments qui ont reçu les noyaux conjugués donnent naissance aux asques.

Dangeard¹⁾ qui n'admet pas la possibilité d'un acte sexuel ailleurs que dans l'asque, invoque à l'appui de ses vues théoriques les résultats négatifs fournis par l'examen des jeunes fructifications de *Pyronema* obtenus en culture. Blackman et Fraser²⁾ répliquent que, dans les cultures, les carpogones et les pollinodes de *Pyronema* sont sujets à de fréquentes anomalies et à de grandes irrégularités de développement. Van Tieghem en avait déjà fait la remarque en 1884, bien qu'il ne crût pas à la théorie de de Bary. Les résultats négatifs sont d'ailleurs de faible poids en regard de faits précis comme ceux que décrit Harper.

Les phénomènes nucléaires décrits par Harper chez le *Pyronema* sont retrouvés par Blackman et Fraser chez *Humaria granulata*, à cela près qu'il n'y a pas de pollinode, que le col du carpogone fait défaut, que le ventre du carpogone d'où partiront les filaments ascogènes ne reçoit aucun apport étranger. Les noyaux de la vésicule unique, nombreux dès le début comme ceux des autres articles, se multiplient puis s'unissent 2 à 2. L'affinité sexuelle se manifeste donc entre noyaux nés dans la même enveloppe.

L'homologie de cet organe avec le ventre du carpogone de *Pyronema* saute aux yeux. Nous saisissons donc sur le fait le passage de la sexualité visible du dehors à l'apogamie ou plutôt à la localisation de l'affinité sexuelle sur des éléments de plus en plus proches par leur origine. Ce phénomène est comparable à ce que l'on observe dans les prothalles apogames de Fougères ou dans les œufs parthénogénétiques où un noyau polaire s'unit au noyau femelle.

¹⁾ C. R. Ac. Sc. Paris, 1903. — Le Botaniste, 9^e série, 1904.

²⁾ Proc. Royal Society London, 1906.

La concordance des *Pyronema* et des *Humaria* en ce qui concerne la caryogamie confirme l'opinion de Schroeter¹⁾ rattachant les *Pyronema* aux Pézizacées (malgré leur hyménium nu dès l'origine), en raison de leur étroite ressemblance avec les *Humaria*.

Claussen²⁾ est venu apporter aux découvertes de Harper une confirmation d'autant plus éclatante, qu'il n'avait pas remarqué tout d'abord la proche parenté du *Pyronema* avec le Champignon dont il étudia la caryologie. Il croyait d'abord avoir affaire à une Ascobolée nouvelle que P. Hennings³⁾ nomma *Boudiera Clausseni*. Cavarra⁴⁾ montra qu'il s'agissait d'un *Ascodesmis*, probablement de l'*Ascodesmis nigricans* Van Tieghem, que les systématiciens classent dans la famille des Pyronemaceae. L'*Ascodesmis* présente, comme le *Pyronema*, un carpogone qui se divise en trichogyne et en vésicule ventrale, une anthéridie qui livre son contenu à celle-ci par l'intermédiaire du trichogyne, des filaments ascogènes qui reçoivent les noyaux de conjugaison, des asques naissant sur des filaments en crochet après l'accomplissement d'une nouvelle caryogamie dans l'avant-dernière cellule. Les différences portent uniquement sur la forme spiralée des filaments mâle et femelle et sur le nombre moins élevé des noyaux.

Les organes sexuels des *Gymnoascus*, bien décrits dans leurs caractères apparents par Baranetzki⁵⁾ puis par Eidam⁶⁾, ont été soumis par Miss Dale⁷⁾ aux techniques modernes des coupes et des colorations nucléaires. Si la caryogamie n'a pas été observée dans le jeune sac sporogène, il semble qu'il existe une copulation entre les noyaux résultant de la division répétée du noyau primitivement unique dans le carpogone comme dans le pollinode.

Nous sommes encore moins bien renseignés sur les détails intimes de l'acte sexuel chez les *Ctenomyces*, les *Aspergillus* et les *Penicillium* qui appartiennent aussi à la série des genres à carpogones et à pollinodes enroulés en spires.

Les observations se sont multipliées sur le genre *Monascus* où les phénomènes de la sexualité et de la sporogénie sont particulièrement embrouillés. Lotsy⁸⁾ a clairement résumé l'histoire de ce genre énigmatique. Les premiers auteurs, Van Tieghem⁹⁾ qui

1) Engler et Prantl, Pflanzenfam., I, 1894.

2) Botan. Zeitung, LXIII, Abt. I, 1905.

3) Hedwigia, XLII, 1905.

4) Annales mycologici, III, 1905.

5) Botan. Zeitung, XXX, 1872.

6) Beiträge Biologie Pfl., III, 1880.

7) Annals of Botany, XVII, 1903.

8) l. c., 1907.

9) Bull. Soc. botan. France, XXXI, 1884.

découvre le genre, Harz¹⁾ qui le redécrit sous le nom de *Physomyces*, Went²⁾ qui fait connaître le *Monascus purpureus*, Brefeld³⁾ qui le range dans le groupe des Hemiasci où le maintiennent Schroeter⁴⁾ et Lindau⁵⁾, etc., sont d'accord pour exclure tout acte sexuel de la formation du fruit en apparence ascospore.

Une nouvelle période débute en 1903, avec les notes de Barker⁶⁾, Ikeno⁷⁾, Dangeard.⁸⁾ Barker constate la communication ouverte entre le carpogone et le pollinode né immédiatement au-dessous de lui, le cloisonnement ultérieur du carpogone en une cellule terminale (qu'il nomme trichogyne malgré sa séparation qui suit la fusion des gamétocystes plurinucléés) et une cellule ventrale. Ikeno ne se prononce pas sur la fusion des gamétocystes, mais il constate la copulation des noyaux par paires dans la vésicule ventrale. Dangeard conteste l'union des gamètes et la fonction sexuelle du pollinode et du trichogyne dont le contenu disparaît, selon lui, par simple dégénérescence.

Kuyper⁹⁾ ne croit pas à la communication entre le carpogone et le pollinode, mais il constate la copulation des noyaux.

Le développement ultérieur a été diversement interprété. Ikeno, Kuyper croient que les asques se forment directement dans la vésicule ventrale autour des noyaux copulés. Barker admet au contraire que cette cellule plurinucléée émet des filaments ascogènes à la façon du *Pyronema*, mais ces filaments s'invaginent à l'intérieur de la cellule ventrale qui forme à la fin un sac autour des asques mûrs. Il reconnaît¹⁰⁾ que les deux espèces examinées à ce point de vue, *Monascus purpureus* et *M. Barkeri*, se comportent de la même façon. Olive¹¹⁾ a confirmé les observations de Barker. Il critique seulement le nom et la fonction attribués au trichogyne. Celui-ci représenterait le véritable cénogamète femelle, la cellule ventrale étant un réservoir nutritif dans lequel il envoie les rameaux ascogènes.

Il n'y a donc pas lieu de séparer les *Monascus* des Ascomycètes comme le croyait Brefeld; le groupe des *Endascineae* dans lequel Kuyper voudrait l'isoler n'est pas suffisamment justifié, car, malgré la situation définitive des asques à l'intérieur du carpogone, nous

¹⁾ Sitz.-Ber. bot. Ver. München, 1890.

²⁾ Annales Sc. nat. Botan., 8^e sér., I, 1895.

³⁾ Untersuchungen, IX, 1891.

⁴⁾ Engler et Prantl, Pflanzenfam., I, 1, 1894.

⁵⁾ Lafar's Handbuch der Technischen Mykologie, I, 1904, Jena, Fischer.

⁶⁾ Annals of Botany, XVII, 1903.

⁷⁾ Ber. deut. Bot. Ges., XXI, 1903.

⁸⁾ C. R. Acad. Sc. Paris, 1903. — Le Botaniste, 9^e série, 1903—1904.

⁹⁾ Utrechter Dissert. Amsterdam, 1904. — Annales mycolog., III, 1905.

¹⁰⁾ Meeting Brit. Assoc., Cambridge 1904.

¹¹⁾ Botan. Gazette, XXXIX, 1905.

constatons exactement la même séparation initiale entre les organes sexuels morphologiquement et physiologiquement différenciés en mâles et femelles d'une part, les organes de la reproduction par ascospores d'autre part. Cette remarque resterait exacte, lors même que les noyaux de conjugaison proviendraient tous de la cellule femelle par apogamie, comme chez l'*Humaria granulata*.

Une réaction énergique se fait en faveur des idées de de Bary sur la sexualité de certains Ascomycètes inférieurs et les phénomènes caryologiques ont indiqué récemment des relations imprévues entre les carpogones de type inférieur et les oogones des Phycomycètes.

L'acte sexuel primitif se sépare progressivement de la reproduction par spores; mais en même temps il décline. Les gamètes cessent de se différencier sur des individus et même sur des organes séparés; l'apogamie est fréquente. Mais la sexualité n'étant pas enchaînée à des organes de forme et de localisation déterminée va se manifester sous une forme nouvelle et à d'autres périodes du développement.

Chapitre VI.

L'endocaryogamie chez les Champignons supérieurs.

En 1891, H. Wager¹⁾ annonçait la fusion des deux noyaux qui existent primitivement dans la jeune baside de *Stropharia stercorearia*. Le noyau de conjugaison grandit et atteint jusqu'à 3,5—5 μ . Vers la même époque, Rosen²⁾ fait des observations analogues sur d'autres Agaricinées et entrevoit une fusion semblable dans la téléutospore du *Puccinia asarina*. Il signale ces faits sans en discuter l'importance; il est porté à considérer la caryogamie qui donne le noyau de la baside chez le *Lepiota mucida* comme le dernier terme de la fusion des petits noyaux épars dans le filament basidifère.

Dangeard et Sappin-Trouffy³⁾ puis Sappin-Trouffy⁴⁾ en son nom personnel, constatent la généralité de la caryogamie dans les articles de la téléutospore chez les Urédinées et la décrivent comme une pseudo-fécondation. Dangeard⁵⁾ y voit décidément une reproduction sexuelle.

¹⁾ Meeting Brit. Assoc., London 1891. — Annals of Botany, VI, 1892.

²⁾ Beiträge Biol. Pfl., VI, 1892.

³⁾ C. R. Acad. Sc. Paris, 1893.

⁴⁾ Ibid.

⁵⁾ Le Botaniste, 3^e série, 1893.

En 1894, Dangeard¹⁾ observe une fusion de noyaux dans le jeune asque de *Peziza vesiculosa*; c'est à ses yeux une vraie fécondation, car il croit que chaque noyau provient d'un filament distinct et que la caryogamie est le dernier terme de la fusion de deux gamétanges uninucléés, donc une exogamie typique. Dangeard²⁾ s'aperçoit bientôt qu'il n'y a pas d'exogamie. L'asque naît entre deux cellules d'un même filament courbé en crochet; les deux noyaux de l'avant-dernier article, situé au sommet de la courbe, se confondent en un seul sans avoir jamais été séparés par une cloison. Leur passé est le même, leur parenté est proche. Mais Dangeard est resté fidèle à son interprétation première: l'endocaryogamie de l'asque reste pour lui un acte sexuel ou plutôt l'acte sexuel nécessairement unique.

Strasburger³⁾ considère cette conclusion comme prématurée. La fusion des noyaux n'est peut-être qu'un phénomène en rapport avec des processus nutritifs d'une intensité spéciale. Si les noyaux qui se mêlent provenaient de parties de la plante éloignées dans le développement, on pourrait admettre que la fusion réalise un des effets physiologiques de la fécondation en rétablissant un équilibre nécessaire à la conservation de l'espèce.

Poirault et Raciborski⁴⁾ répondent à ce desideratum de Strasburger en montrant que les noyaux qui se confondent dans la téléutospore ne sont pas frères, mais de parenté éloignée dans le développement, car ces deux noyaux sont les derniers termes d'une double lignée de noyaux juxtaposés par paires et se divisant simultanément avec les cellules binucléées. Cette indication de Poirault et Raciborski a été développée par Sappin-Trouffy, par Dangeard et par d'autres.

La parenté éloignée dans la genèse des noyaux est peut-être nécessaire, mais non suffisante pour caractériser des noyaux sexuels. Poirault et Raciborski concluent prudemment qu'il est préférable, jusqu'à plus ample informé, de ne pas confondre ces phénomènes de fusion des noyaux chez les Basidiomycètes avec les phénomènes de fécondation chez les plantes et chez les animaux. Ils remarquent, de plus, que les noyaux conjugués des Urédinées, gardant la même structure, présentant les mêmes réactions, prenant part aux mêmes mitoses sont, à certains égards, assimilables aux moitiés d'un même noyau, si bien que leur fusion dans la jeune téléutospore pourrait être assimilée à la fusion des chromosomes pendant l'anaphase d'une mitose ordinaire. En tout cas nous ne voyons rien d'analogue à la

¹⁾ C. R. Acad. Sc. Paris, mai 1894.

²⁾ Le Botaniste, 4^e série, juillet 1894.

³⁾ Biologisches Centralblatt, 1894.

⁴⁾ Journal de Botanique, IX, 1895.

fécondation, à la formation d'un œuf par l'intervention combinée d'un père et d'une mère. Ces objections parurent écrasées sous la masse des faits concordants décelés dans les groupes les plus divers de Champignons cloisonnés. C'est à Dangeard¹⁾ que nous devons la meilleure part de cette riche récolte. Il montre la généralité de l'endocaryogamie dans la jeune spore des Ustilaginées comme dans la jeune téléutospore des Urédinées, dans le jeune asque des Ascomycètes les plus divers comme dans les basides typiques ou dans les basides fractionnées qui les relient au promycélium des Urédinées. Aussi tous les mycologues sont-ils d'accord pour désigner avec Juel²⁾ ce phénomène sous le nom de fusion dangeardienne (Dangeard'sche Kernfusion). Cette unanimité dans un hommage dû à d'inlassables recherches ne se retrouve plus dans l'interprétation des faits.

La doctrine de Dangeard repose sur le même postulat que celle de de Bary: à savoir que l'acte sexuel s'accomplit en un temps, en un lieu; également absolues elles devaient s'opposer l'une à l'autre. Dangeard en a conscience et l'a souvent déclaré. Pour de Bary la sexualité, ayant ses organes localisés dans le carpogone et le pollinode chez les Ascomycètes, n'avait aucun rapport avec les anastomoses de filaments ou les fusions de sporidies, tandis que, chez les Ustilaginées, ces mêmes fusions pouvaient bien être sexuelles à défaut d'autre localisation connue. Pour Dangeard, la sexualité est toute dans l'endocaryogamie et l'endocaryogamie sexuelle n'est possible qu'une fois dans l'ontogénie de la plante.

Dangeard a été probablement affermi dans son opinion par les connexions habituelles entre l'endocaryogamie et la production des spores, conformes au concept de la reproduction sexuelle.

Ces connexions ont frappé divers observateurs. Raciborski³⁾ voit dans la constance de la caryogamie au moment de la formation des asques, des basides, des téléutospores et des spores charbonneuses un phénomène d'une valeur prépondérante, révélant des affinités imprévues entre des groupes considérés comme aussi hétérogènes que les Ascomycètes, Basidiomycètes, Trémellinées, Urédinées, Ustilaginées. C'est à ses yeux le caractère fondamental distinguant un archétype au sens de Sachs, l'archétype des Champignons par excellence, des Mycètes. Mais il ne croit pas que l'endocaryogamie caractéristique de ce groupe soit comparable à la fécondation des Phycomycètes; il la compare plutôt à la fécondation secondaire des Floridées. Pour souligner l'importance qu'il attache à cette distinction, il propose le nom de zeugite par opposition à l'œuf, produit de fécondation.

¹⁾ Le Botaniste, 4^e et 5^e séries, 1894—1897.

²⁾ Flora, Ergänzungsband, 1902.

³⁾ Flora, LXXXII, 1896, et LXXXIII, 1897.

Wager¹⁾ de son côté reconnaît l'importance que doit jouer dans la vie des Champignons supérieurs un phénomène qui se répète avec une rare fidélité à un stade défini de l'ontogénie, à la période qui précède immédiatement la formation des spores. Mais si ces fusions sont physiologiquement équivalentes à la fécondation, elles ne sont pas morphologiquement sexuelles. Wager distingue la fin et les moyens.

La connexion de la fusion dangeardienne avec la production des spores n'est peut-être qu'un cas particulier de l'association compensatrice des fonctions contraires. Elle n'est nullement nécessaire. Elle est plus ou moins étroite dans les cas les plus typiques; elle fait parfois totalement défaut et ces exceptions, loin d'être négligeables, sont propres à préciser la valeur exacte de la règle.

Ces connexions sont très différentes chez les Ascomycètes, les Basidiomycètes, les Urédinées et les Ustilaginées. Si les ascospores et les basidiospores proviennent du zeugite par un nombre de cloisonnements restreint et défini, il n'en est plus de même pour diverses Ustilaginées où l'apparition des sporidies est reportée à une période plus ou moins lointaine du développement du thalle issu du zeugite, ou devient irrégulière.

L'enkystement du zeugite lui-même, signalé pour certains asques, habituel pour les Urédinées (où il offre néanmoins de notables exceptions telles que les Coléosporiées), et pour les Ustilaginées, est un phénomène purement végétatif; on s'accorde à rattacher les spores charbonneuses, comme les téléutospores, à la catégorie des chlamydospores, c'est-à-dire à une adaptation, à un accident néogénétique. (Je suis forcé d'éviter le terme courant de cénogénétique (*καινος*) qui entraînerait une confusion avec les mots à radical céno (*καινος*) usités pour les cellules et les gamètes composés des Champignons). On a raison d'admettre une néogénèse pour les chlamydospores associées au zeugite; mais n'a-t-on pas de bonnes raisons pour soupçonner une néogénèse pour le zeugite associé, moins étroitement d'ailleurs, à la reproduction par ascospores, basidiospores ou sporidies. C'est précisément ce que remarque Ruhland.²⁾

Généralement la caryogamie s'achève pendant que la téléutospore épaissit ses membranes; il peut arriver pourtant qu'elle n'est pas accomplie, par exemple dans la loge inférieure du *Puccinia Schneideri* d'après Maire³⁾, au moment où la téléutospore se détache spontanément.

La fusion dangeardienne n'est pas constante dans la baside. On a d'abord signalé des fusions de plus de 2 noyaux dans la baside.

¹⁾ Annals of Botany, XIII, 1899.

²⁾ Botan. Zeitung, LIX, 1901.

³⁾ Bull. Soc. myc., XVIII, 1902.

Wager¹⁾ maintient encore, en 1899, qu'on observe des fusions de 3, 4 jusqu'à 6—8 noyaux; mais il s'agit peut-être d'accidents rares, car les auteurs les plus versés dans ce genre de recherches n'ont jamais rencontré ces fusions multiples.

L'absence de caryogamie est, au contraire, un phénomène nettement tranché et constant dans certaines espèces. Maire²⁾ a créé le genre *Godfrinia* pour deux *Hygrophorus* (*H. conicus*, *H. ceraceus*) chez lesquels les jeunes basides, si jeunes qu'elles soient, et les cellules du subhyménium, ne renferment qu'un seul noyau.

Les *Endophyllum* forment une baside cloisonnée comme les autres Urédinées, bien qu'ils ne possèdent pas de téléospores; la caryogamie leur fait également défaut: ce qui laisserait supposer qu'elle est liée à la formation des téléospores plutôt qu'à celle des basidiospores. Toutefois les Coléosporiées, où l'absence de téléospore n'exclut pas la caryogamie dans la baside même, corrigent cette impression; la comparaison des deux cas montre plutôt que la caryogamie, indépendante de la reproduction, s'associe indifféremment à l'une ou à l'autre des formes de spores.

La caryogamie, tout en s'accomplissant dans des éléments homologues des jeunes asques ou des jeunes basides, est parfois dénuée de toute connexion avec la production des spores. Massee³⁾ en avait déjà fait la remarque en signalant des fusions nucléaires, soit dans les poils de certains périthèces, soit dans des cystides de *Coprinus atramentarius*. Boudier⁴⁾ a établi que certains éléments cystidiformes, chez les Coprins et genres voisins, sont des basides stériles; on rencontre même des formes transitoires avec rudiments de stérigmates. La caryogamie signalée par Massee appartient donc au même stade évolutif que celle des vraies basides, bien qu'elle ne soit liée à aucune formation de spores. On peut en dire autant de celle que Maire relève, en 1902, dans les vésicules exclusivement sécrétrices de l'hyménium du *Stropharia semiglobata*. Dangeard⁵⁾ lui refuse néanmoins le rôle sexuel qu'il attribue à la caryogamie de la jeune baside parce que pour lui, le caractère essentiel de la sexualité, c'est la reproduction, l'individualisation d'une plante séparée de ses générateurs.

Davis⁶⁾ a exprimé l'opinion inverse, que la fusion de deux éléments n'est un processus sexuel que si les éléments qui se fusionnent ont eux-mêmes la valeur d'éléments sexuels garantie par

¹⁾ Annals of Botany, XIII, 1899.

²⁾ C. R. Acad. Sc. Paris, 1901. — Bull. Soc. mycol. France, XVIII, 1902.

³⁾ Annals of Botany, XI, 1897.

⁴⁾ Bull. Soc. mycol. France, VI, 1890.

⁵⁾ Le Botaniste, 5^e série, 1897.

⁶⁾ American Naturalist, XXXIX, 1905.

leur morphologie et leur origine historique. Or les caryogamies des éléments stériles de l'hyménium sont historiquement équivalentes aux fusions dangeardiennes; leur signification sexuelle n'est donc pas différente de celle des fusions qui siègent dans la baside, l'asque etc.; elle ne peut pas être contestée chez celles-là sans être mise en question chez celles-ci. Dans un cas comme dans l'autre les conséquences reproductrices sont indépendantes de la nature sexuelle de l'acte.

C'est donc l'historique des noyaux qui se fusionnent qui demande à être précisé.

Chapitre VII.

Pluralité des caryogamies.

Chez les Ascomycètes, la soudure du carpogone et du pollinode aboutit à une caryogamie immédiate, au moins chez les Erysiphées et les Pyronémées d'après les données concordantes de Harper et de Claussen. La fusion dangeardienne s'accomplit néanmoins dans le jeune asque, sans que l'on aperçoive de lien entre cette caryogamie tardive et la caryogamie primitive que l'on nommera équitablement fusion harpérienne.

Récemment Faull¹⁾ a constaté que chez les Laboulbéniciacées la sporogénèse suit la marche décrite chez les Ascomycètes. Le sac à spores est primitivement occupé par deux noyaux qui se fusionnent; après quoi trois bipartitions successives donnent les spores. La fusion dangeardienne présente donc dans ce groupe les mêmes relations avec la formation des spores que chez les Ascomycètes. Elle coexiste avec les trichogynes et les anthéridies du type des Floridées dont la nature sexuelle est incontestée, quoique l'évolution nucléaire y soit peu approfondie.

Le rapprochement des organes extérieurement différenciés et l'endocaryogamie seraient-ils deux manifestations de la sexualité réalisées à deux stades différents de l'évolution d'un même Ascomycète? Ces deux actes sexuels seraient-ils indépendants l'un de l'autre? Chez les Laboulbéniciacées on peut seulement soupçonner entre le carpogone fécondé et l'asque la même relation qu'entre le carpogone et les tétraspores des Floridées. R. Thaxter a déjà jeté les bases de cette opinion. Chez les Ascomycètes, nous ne saisissons pas de

¹⁾ Science, N. S., XXIII, 1906.

lien entre les noyaux sexuels qui fonctionnent à ces deux périodes. Lors même que la fusion dangeardienne est précédée de plusieurs mitoses conjuguées comme dans les exemples relevés par Maire et Guilliermond, il reste entre ces deux actes sexuels une série de mitoses portant sur des noyaux isolés.

La rareté de la fusion harpérienne chez les Ascomycètes indique que l'acte sexuel primitif tend à disparaître; elle laisse penser que les vestiges de cet acte sont devenus insuffisants. C'est peut-être parce que l'affinité sexuelle n'est plus satisfaite en un temps, que nous voyons plusieurs caryogamies se succéder à des intervalles assez proches. La fusion dangeardienne serait un acte sexuel complémentaire qui finit par subsister seul. Voilà pourquoi Percy Groom¹⁾ a proposé de la nommer deutérogamie. La nouvelle manifestation de la sexualité se trouve, comme l'acte sexuel primitif, enchaînée à la reproduction, parce qu'elle la rend possible en réalisant l'effet biologique inverse, compensateur.

Harper ne cherche pas à faire dériver la fusion dangeardienne de l'acte sexuel primitif. Il y voit plutôt, comme Strasburger, un phénomène régulateur, rétablissant des proportions convenables entre le noyau et le cytoplasme qui prend un volume énorme dans l'asque. La fusion dangeardienne n'aurait pas d'autre signification que les fusions nucléaires provoquées directement par les conditions de la nutrition. Ces fusions d'origine trophique peuvent être amenées à se réaliser entre des noyaux sexuels à des périodes où ils ne fonctionnent pas habituellement. Telles sont, d'après Prandtl²⁾, les épidémies de conjugaisons qui, dans les colonies d'Infusoires affamées ou soumises à de hautes températures, rétablissent l'équilibre entre le cytoplasme et les noyaux. Tischler³⁾ souligne l'analogie entre ces conjugaisons provoquées et la caryogamie de l'asque.

Nèmec⁴⁾ considère aussi comme un processus autorégulatif les fusions nucléaires qui ramènent à l'état uninucléé les cellules des radicules de *Vicia Faba*, quand on les replace dans des conditions normales après que leurs noyaux se sont multipliés sous l'influence des vapeurs de benzol ou d'une solution de sulfate de cuivre. Il fait remarquer que le même processus autorégulatif pourrait bien être la cause des caryogamies observées dans l'asque et dans la baside. En employant, au lieu de sulfate de cuivre, du chlorure de sodium ou de l'hydrate de chloral qui altèrent moins les éléments, Nèmec a pu constater, dans les racines de *Pisum sativum*, des noyaux de conjugaison entrant en division et montrant un doublement des chromo-

¹⁾ Trans. and Proc. Bot. Soc. Edinburgh, 1898.

²⁾ Biol. Centralbl., XXV, 1905.

³⁾ Botan. Centr., t. 102, 1906.

⁴⁾ Sitz.-Ber. k. böhm. Ges. Wiss. Prag, 1903

somes: 28 au lieu de 14, approximativement. Il a observé aussi la fusion entre des noyaux-cousins et pas seulement entre noyaux-frères. Dans les fusions végétatives d'origine trophique, les fusions présentent donc, même au point de vue de la parenté des noyaux, les caractères dans lesquels on croyait trouver le signe de la sexualité.

Nous ne parlerons pas des fusions nucléaires du sac embryonnaire et de l'albumen dont la signification trophique est bien connue depuis les belles recherches de Strasburger, Tischler, etc. et qui s'opposent évidemment aux fusions sexuelles depuis que Nawaschin et Guignard ont démontré l'action du second noyau pollinique sur l'un ou l'autre des noyaux polaires.

Chez les Champignons eux-mêmes, nous connaissons un phénomène de multiplication, puis de réduction du nombre des noyaux, suivant exactement la marche progressive, puis rétrograde, de l'activité d'une cellule, absolument comme dans les cellules géantes des galles d'*Heterodera* étudiées par Némec.¹⁾ C'est dans les azygospores d'*Entomophthora gloeospora* que j'ai fait cette observation.²⁾ Le nombre des noyaux passe de 1 à 16, parfois davantage, avant que la membrane s'épaississe notablement; mais, dès que l'azygospore est parvenue à sa taille définitive qui, sauf de rares exceptions, oscille dans d'étroites limites, le nombre des noyaux décroît régulièrement à mesure que l'endospore s'épaissit. Les noyaux se rapprochent par paires sans montrer le moindre signe de dégénérescence. Quand l'endospore parvient à son épaisseur définitive, il reste deux noyaux volumineux, qui finissent par se confondre en un seul. Les divisions progressent avec le volume de l'azygospore; les fusions sont visiblement au pas avec l'épaississement de la membrane.

Bien que les azygospores ressemblent aux zygozspores qui se développent à la suite d'un acte d'apparence sexuelle, nous n'avons aucun indice de leur homologie avec le produit de la fusion d'organes sexuels extérieurement différenciés.

Ces caryogamies répétées accompagnent le développement d'un organe conservateur volumineux; fusions et divisions nucléaires sont, ici, en rapport évident avec le flux et le reflux de l'activité; elles maintiennent l'équilibre entre la portion cytoplasmique et la portion nucléaire. Les fusions commencent quand le protoplasme cesse de s'étendre aux frais des aliments puisés au dehors.

Les associations entre spores légères ou filaments promycéliens chez les Ustilaginées s'accomplissent, suivant les expériences de Brefeld³⁾, dans des conditions de ralentissement de la nutrition,

¹⁾ Sitz.-Ber. k. böhm. Ges. Wiss. Prag, 1904.

²⁾ Assoc. fr. Avanc. Sc. Paris, 1900.

³⁾ Unters., V, XI, XII, 1883—1895. — Nachr. Klub d. Landwirte zu Berlin, 1888.

comparables à celles qui marquent la fin du développement de l'azygospore d'*Entomophthora gloeospora*. Dans l'eau pure les sporidies s'unissent habituellement avant l'émission d'un tube germinatif; dans les solutions nutritives, les fusions ne débutent qu'après l'épuisement du milieu.

On dénie généralement à ces anastomoses des Ustilaginées la signification sexuelle que de Bary était porté à leur attribuer. On la conteste pour deux motifs: d'une part ces anastomoses sont précédées de la fusion des noyaux dans la spore charbonneuse; d'autre part les noyaux rapprochés par la cytogamie restent généralement distincts. La caryogamie est cherchée vainement chez les Ustilaginées par des cytologues exercés tels que Harper, chez les *Protomyces* dont les spores se fusionnent par M^{lle} Popta.¹⁾ Cette règle n'est pas sans exception: Federley²⁾ figure une fusion nucléaire dans les conidies anastomosées d'*Ustilago Tragopogi pratensis*.

La caryogamie est démontrée avec une grande précision par Guilliermond³⁾ dans les éléments fusionnés: avant la sporogénèse chez les *Schizosaccharomyces* et les *Zygosaccharomyces*, à la suite de la germination des spores chez la Levure de Johannisberg II, le *Willia Saturnus* et le *Saccharomyces Ludwigii*. Chez ce dernier l'auteur a même constaté un noyau unique au milieu du canal de copulation de 3 spores fusionnées en une seule.

Nous ne connaissons pas de caractère distinctif entre les caryogamies qui s'accomplissent dans les organes sexuels circonscrits des plantes supérieures, celles qui se produisent dans d'autres éléments des mêmes plantes et celles que l'on observe à divers stades de l'ontogénie des Champignons supérieurs, qu'il s'agisse de l'union des noyaux des Levures avant ou après la formation des spores, de l'union des noyaux des sporidies de l'*Ustilago Tragopogi pratensis*, des fusions harpériennes ou des fusions dangeardiennes.

C'est ce qui amène Davis⁴⁾ à dire que la fusion n'est pas **suffisante** pour caractériser l'acte sexuel, dont le criterium repose, non sur la fusion, mais sur l'histoire des éléments qui se fusionnent. C'est ce qui conduit Némec à dire que la caryogamie n'est pas **nécessaire** pour caractériser l'acte sexuel, que la caractéristique de cet acte doit être cherchée dans la fusion cellulaire plutôt que dans la fusion nucléaire.

On a donc des raisons pour assimiler les fusions dangeardiennes avec des caryogamies étrangères à l'acte sexuel défini que l'on recherche a priori dans le cycle évolutif d'une personne. En outre

¹⁾ Flora, LXXXVI, 1899.

²⁾ Finsk. Vetensk. Soc., 1904.

³⁾ Rech. cytologiques sur les Levures, Lyon, Storck, 1902.

⁴⁾ Amer. Naturalist, XXXIX, 1905.

on n'a pas de raison de penser qu'elles excluent la possibilité d'autres fusions semblables ou liées à des actes sexuels mieux définis. Est-ce à dire qu'elles ne sont pas sexuelles? Telle n'est probablement pas la pensée d'Harper qui, avec Holden¹⁾ reconnaît à la caryogamie qui s'accomplit dans la jeune téléutospore les caractères essentiels de la fécondation et qui ne peut guère méconnaître les analogies qui rapprochent la caryogamie de l'asque de celle de la téléutospore. Telle n'est certainement pas la nôtre. Ces fusions, même provoquées dans des organes considérés comme purement végétatifs, dénotent une affinité spéciale, une polarité inverse des noyaux qui s'unissent. Et c'est là, croyons-nous, le caractère de la sexualité, non pas de la sexualité définie, endiguée dans des organes étroitement spécialisés, mais de la sexualité envisagée comme une propriété générale de la matière vivante, qui manifeste des alternatives d'activité et de repos, d'expansion et de rétraction, de séparation et de fusion, de multiplication et de réduction.

Chapitre VIII.

Evolution des chromosomes. — Haplophase et Diplophase.

Depuis qu'on sait que le noyau est, non pas une simple unité morphologique, mais une association de chromosomes susceptibles d'être comptés à certains moments de la division, on ne se borne plus à constater le fait brut de l'augmentation ou de la réduction du nombre des noyaux par division ou par fusion; on attache une importance prépondérante aux variations numériques des chromosomes.

Les premières indications précises sur la mitose chez les Champignons sont dues à Istvánffi.²⁾ Puis viennent les observations de Harper³⁾ sur les Pézizes, de Fairchild⁴⁾ sur les *Basidiobolus*. M. Léger⁵⁾ entrevoit la mitose à la germination des spores de Mucorinées. Wager⁶⁾ croit saisir une transition entre la division directe et la division indirecte du noyau chez les Levûres; mais ces observations sont insuffisantes pour préciser le nombre des chromosomes.

¹⁾ Wisconsin Acad., XIV, 1903.

²⁾ Ber. deut. botan. Gesellsch., XIII, 1895.

³⁾ Ber. deut. botan. Gesellsch., XIII, 1895. — Jahrb. wiss. Botanik, XXIX, 1896.

⁴⁾ Jahrb. wiss. Botanik, XXX, 1897.

⁵⁾ Recherches sur la structure des Mucorinées (Thèse de Paris) Poitiers, 1895.

⁶⁾ Annals of Botany, XII, 1898.

I.

La recherche des variations numériques des chromosomes dans les noyaux des organes sexuels a eu d'abord pour objet les Sapro-légniées.

Trow assimile la double mitose qui affecte les noyaux de l'oogone et de l'anthéridie à la division réductionnelle considérée par beaucoup de biologistes comme le prélude nécessaire, la raison d'être de la fusion des noyaux sexuels. Trow semble avoir admis cette vue d'abord a priori, car dans son premier mémoire¹⁾ il croit que le noyau a normalement un seul chromosome et que chaque noyau sexuel contient un demi-chromosome. Après que Hartog²⁾ eût compté 4 chromosomes dans les noyaux de *Saprolegnia* et émis l'hypothèse qu'ils en contiennent davantage à la suite de la caryogamie, Trow³⁾ reprend ses observations; il constate alors 4 chromosomes dans les noyaux de l'oogone et de l'anthéridie de *Achlya americana*, 8 dans le noyau de conjugaison. Ce nombre se maintient pendant les mitoses qui élèvent à 20 le nombre des noyaux de l'oospore. Dans son dernier mémoire, Trow⁴⁾ est d'avis que le stade bivalent embrasse toute la période végétative et que le nombre 4 n'apparaît que dans les mitoses qui préludent à la formation des gamètes. Dans la conception de Trow, l'analogie entre la fécondation des Sapro-légniées et celle des êtres supérieurs se poursuivrait jusque dans les divisions réductionnelles qui appauvrissent les noyaux et les contraignent à se recompléter par la fusion sexuelle.

Dans ces dernières années la théorie de l'alternance des générations a été rajeunie par Strasburger, d'après la composition des noyaux qui possèdent alternativement n chromosomes et $2n$ chromosomes. La génération à n chromosomes est le gamétophyte, la génération à $2n$ chromosomes est le sporophyte. Strasburger⁵⁾ a proposé récemment les termes de génération haploïde et génération diploïde dont l'application est plus générale. Elle serait plus objective encore si l'on substituait le mot stade ou phase au mot génération qui est détourné de son acception courante et n'a plus ici qu'un intérêt historique. Sa valeur historique est elle-même contestable puisque le terme „alternance de générations“ n'avait déjà plus pour Hofmeister le sens primitif que lui attribua Chamisso. Nous dirions volontiers pour abrégé **haplophase** et **diplophase**.

¹⁾ Annals of Botany, IX, 1895.

²⁾ Irish Acad., XXX, 1895.

³⁾ Annals of Botany, XIII, 1899.

⁴⁾ Annals of Botany, XVIII, 1904.

⁵⁾ Jahrb. wiss. Botanik, XLII, 1905.

La terminologie de Strasburger paraît préférable à celle de Bretland Farmer et J. E. S. Moore¹⁾ qui nomment phase maïotique la période où les noyaux ont n chromosomes. Nous ne parlons pas de l'incorrection grammaticale relevée par Körnicke²⁾ qui substitue méiotique à maïotique. En principe c'est le stade n qui doit être considéré comme le stade initial transmis par les organismes primordiaux, et non comme une réduction du stade $2n$. Cette conception m'a depuis longtemps paru évidente et j'en ai fait la remarque incidemment en 1895.³⁾ Je disais alors que la réduction chromatique, dernier terme de la fusion commencée dans les cellules sexuelles, „marque le début d'une série nouvelle de générations de cellules univalentes, série d'autant moins prolongée que l'organisme est plus élevé. Comme les éléments des Protistes, y compris les Thallophytes, les prothalles, l'endosperme, les cellules-filles du pollen et du sac embryonnaire, les cellules polaires des animaux et les cellules sexuelles sont formés de cellules univalentes“.

Lotsy⁴⁾ a beaucoup mieux développé la même pensée en l'appuyant sur les nombreuses découvertes effectuées depuis dix ans. Il accorde une valeur phylogénétique prépondérante à la génération n sur la génération $2n$. Réduite à deux générations cellulaires chez les animaux (phase maturatrice) la génération n est plus prolongée chez les plantes et d'autant plus que la plante est moins élevée en organisation.

Les faits avancés par Trow viennent donc à l'encontre des prévisions théoriques. Mais il est possible que Trow, généralisant trop vite les conceptions nouvelles fondées sur l'ontogénie des Plantes vasculaires, ait dépassé dans ses conclusions la portée de ses observations. La numération des chromosomes de Saprolegniées au stade végétatif est encore incertaine. Dans l'oogone apogamique de *Saprolegnia mixta*, Davis⁵⁾ a compté 4 chromosomes.

Pour les Péronosporées Berlese⁶⁾ avait annoncé en 1898 les faits que Trow signale en 1899 chez les Saprolegniées. Dans l'oogone et dans le noyau mâle d'*Albugo Portulacae* la plaque équatoriale lui montre à la prophase 12 à 16 chromosomes. Il en compte 32 pendant les mitoses qui s'accomplissent aux dépens du noyau de conjugaison. Le nombre 16 reparait à la germination. Wager⁷⁾ avait déjà évalué à 12—16 le nombre des chromosomes d'*Albugo candida*, sans observer

¹⁾ Quarterley Journ., XLVIII, 1905.

²⁾ Botan. Zeit., LXIII, Abt. 2, 1905.

³⁾ Deuxième notice sur les travaux scientifiques, Nancy 1895.

⁴⁾ Biol. Centralbl., XXV, 1905.

⁵⁾ Botan. Gazette, XXXV, 1903.

⁶⁾ Jahrb. wiss. Bot., XXXI, 1898.

⁷⁾ Annals of Botany, X, 1896.

le stade bivalent. Les indications de Berlese, qui n'ont pas été contredites, semblent bien indiquer que le stade haploïde est prépondérant et que le petit nombre des chromosomes n'est pas la cause déterminante de la fusion sexuelle. Ce nombre est d'ailleurs très élevé relativement à celui qu'on a compté chez la plupart des Champignons. Si le nombre des chromosomes était en rapport avec la supériorité du noyau, on pourrait voir dans ce fait un argument en faveur de l'opinion émise par de Bary¹⁾, suivant laquelle les Phycomycètes pourraient représenter un groupe dévié et réduit secondairement plutôt que la souche des Champignons supérieurs.

Mais nous ne savons rien d'absolu à cet égard. Les différences apparentes de deux noyaux comparés d'après leurs chromosomes s'expriment en nombre et en poids; on a appelé les premières qualitatives, les secondes quantitatives. Il serait plus clair de parler de différences numériques et de différences pondérables. Mais ces différences visibles ne correspondent à de réelles différences dans la valeur des noyaux qu'autant que nous les relevons dans des noyaux directement issus les uns des autres; elles ne nous apprennent rien, par exemple, sur la valeur relative d'un noyau humain et d'un noyau végétal qui peuvent concorder par le nombre et la dimension des chromosomes. Il paraît évident a priori que si tous les chromosomes sont homologues, ils n'ont pas la même importance; celui d'une espèce peut posséder le même potentiel que de nombreux chromosomes d'une autre espèce. Comme les autres unités morphologiques ils peuvent être homologues, tout en différant par ce que j'ai appelé l'isologie.²⁾

II.

Le nombre des chromosomes est bien moins élevé chez les Ascomycètes et atteint son minimum chez les Basidiomycètes. On a pu croire qu'il se fixait à un chiffre constant dans chacun de ces grands groupes. Dangeard³⁾ donne le chiffre 4 comme caractéristique des Ascomycètes et des Lichens, le nombre 2 comme général chez les Basidiomycètes. S'il en était ainsi on posséderait un signe distinctif d'une rigueur arithmétique entre les deux classes de Champignons supérieurs.

Pour les Ascomycètes, on n'a pas observé de noyaux comptant moins de 4 chromosomes. Ce nombre est très répandu, ainsi que l'établissent les observations multiples faites surtout par Maire⁴⁾

¹⁾ Unters. über die Peronosporéen u. Saprolegnieen u. die Grundlagen eines natürlichen Systems der Pilze, Frankfurt a. M. 1881.

²⁾ Ass. fr. Avanc. Sc., Nancy 1886.

³⁾ Le Botaniste, IX^e série, 1903.

⁴⁾ Annales mycologici, III. 1905 avec mention des notes antérieures.

et par Guilliermond¹⁾ depuis 1903. Mais Guilliermond le premier a trouvé aussi des chiffres plus élevés. Le *Peziza rutilans* tient jusqu'ici le record avec 16 chromosomes comme chez les Phycomycètes.²⁾ Le nombre 12 est relevé chez le *Peziza catinus*. Le nombre 8 est plus répandu. Faull³⁾ trouve: tantôt 4, tantôt 8 chromosomes selon les espèces. Fuhrmann⁴⁾ considère le nombre 4 comme très probable chez les *Saccharomyces*, ce qui parle en faveur de leurs affinités avec les Ascomycètes, bien que ce ne soit pas un criterium rigoureux.

Ces numérations présentent de sérieuses difficultés par suite de fragmentations transitoires en corpuscules que Maire⁵⁾ nomme protochromosomes. Ceux-ci ont été pris parfois pour les chromosomes complets et réciproquement.

La caryogamie qui prélude à la formation des ascospores met en présence $2n$ chromosomes. La destinée de ces chromosomes a été suivie par Maire⁶⁾ chez le *Galactinia succosa* qui en possède 4 dans les noyaux ordinaires. A la première mitose qui suit la réunion des 2 noyaux en un seul, on aperçoit, sur la plaque équatoriale, 4 chromosomes en voie de scission longitudinale; une deuxième scission longitudinale s'accomplit à l'anaphase; on a ainsi une division hétérotypique donnant 8 chromosomes à chaque pôle. La deuxième mitose est homotypique: les 8 chromosomes distincts à la prophase s'unissent en 4 sur la plaque équatoriale à la métaphase; on en distingue 4 à chaque pôle à l'anaphase. La troisième mitose est typique: 4 chromosomes proviennent directement de la scission du spirème. La réduction numérique suit donc de près la caryogamie; elle s'achève à la seconde division. Le stade haploïde ou à n chromosomes occupe presque toute la durée de la vie, contrairement à ce qui se passe chez les Phanérogames et les Métazoaires.

Les numérations de chromosomes n'ont pas été effectuées à la suite de la fusion harpérienne qui s'accomplit à l'origine du périthèce; mais Dangeard⁷⁾ a observé 4 chromosomes à diverses périodes chez le *Pyronema*, ce qui permet de penser que les chromosomes se fusionnent rapidement à cette période comme dans l'asque.

R. Maire⁸⁾ a étudié un très grand nombre de Basidiomycètes au point de vue qui nous occupe. Le nombre de chromosomes est de

¹⁾ Annales mycologici, III. 1905 avec renvois aux publications précédentes.

²⁾ C. R. Acad. Sc. Paris, 1903.

³⁾ Proc. Boston Soc. of natural History, XXXII, 1905.

⁴⁾ Centr. Bakt., 2. Abt., XV, 1906.

⁵⁾ Soc. Biol. Paris, 1904.

⁶⁾ C. R. Acad. Sc. Paris, 3 avril 1905.

⁷⁾ Le Botaniste, 9^e série, 1904.

⁸⁾ Bull. Soc. mycol. France, XVIII, 1902.

2 chez toutes les espèces étudiées (Protobasidiomycètes et Autobasidiomycètes). Mais, plus encore que chez les Ascomycètes, il faut se méfier des protochromosomes de nombre variable qui apparaissent souvent à la prophase. Les 4 chromosomes signalés par Juel¹⁾ dans les mitoses de la baside du *Muciporus corticola* Fr. pourraient bien, d'après Maire, être de simples protochromosomes. Van Bambeke²⁾ observe chez l'*Hydnangium carneum* des figures susceptibles d'être interprétées comme protochromosomes.

La dualité des chromosomes semblait donc constante, non seulement chez toutes les espèces, mais aussi à toutes les mitoses, même à la suite de la caryogamie. Maire³⁾ est revenu sur ce dernier point. Les 4 corpuscules observés à la fin de la prophase lors de la première division du noyau de certaines basides sont, non pas des protochromosomes, mais des chromosomes définitifs. Chez le *Mycena galericulata* et d'autres, ils sont encore distincts à l'anaphase. Dans la baside comme dans l'asque, la mitose est hétérotypique à la première division qui suit l'union des noyaux; elle est homotypique à la seconde.

Les Urédinées ressemblent aux Basidiomycètes plutôt qu'aux Ascomycètes par le nombre des chromosomes. Poirault et Raciborski⁴⁾ croyaient le chromosome unique. Sappin-Trouffy⁵⁾ en trouve toujours 2. Ses observations ont été généralement confirmées depuis. Pourtant chez le *Coleosporium Sonchi-arvensis* Lév., le nombre des chromosomes, si l'on en croit Holden et Harper⁶⁾, est certainement supérieur à 2, vraisemblablement 6—10. Cette exception est d'autant plus notable que les Coléosporiées sont généralement considérées comme le trait d'union entre les Urédinées et les Basidiomycètes.

On admet encore pour les Urédinées, comme on l'a admis pour les Basidiomycètes, que les 2 chromosomes apparaissent dès la première mitose qui suit la caryogamie.

On ne connaît donc pas chez les Champignons cloisonnés de stade durable caractérisé par des noyaux à $2n$ chromosomes. La réduction numérique des chromosomes suit de très près la réduction numérique des noyaux; les observations de Maire sur les divisions hétérotypiques de l'asque et de la baside prouvent seulement qu'elle n'est pas instantanée.

L'étude des chromosomes avait montré que l'acte sexuel chez les animaux et les végétaux supérieurs inaugure un stade diploïde

¹⁾ Bihang till Svenska Vet. Ac. Handlingar, XXIII, 1897.

²⁾ Mém. Ac. roy. Belgique, LIV, 1903.

³⁾ Soc. Biologie Paris, 13 avril 1905.

⁴⁾ Journal de Botanique, IX, 1895.

⁵⁾ Le Botaniste, 5^e série, 1896.

⁶⁾ Wisconsin Acad., XIV, 1903.

(génération asexuée, génération à noyaux numériquement bivalents). L'association de 2 noyaux chez les Champignons donne un noyau numériquement équivalent à chaque noyau composant. Sappin-Trouffy¹⁾ a été frappé de cette différence entre l'endocaryogamie des Urédinées et la fécondation classique. Il en conclut que le phénomène essentiel de la sexualité n'est pas le doublement durable des chromosomes, mais au contraire la réduction portant sur leur nombre et sur leur masse; la réduction se retrouve en connexion avec l'acte sexuel des Champignons: au lieu de le précéder elle le suit, ce qui ne change rien au résultat.

III.

Il est d'autant plus surprenant que Sappin-Trouffy ait méconnu l'importance des noyaux à $2n$ chromosomes, qu'il venait de découvrir dans son ensemble l'évolution nucléaire des Urédinées et de mettre en évidence les rapports étroits qui la rattachent à l'alternance des stades haploïde et diploïde. Il était retenu par l'influence de son maître Dangeard qui, à cette époque²⁾ comme dans une revue récente³⁾, conteste toute concordance entre l'alternance du gamétophyte et du sporophyte et l'alternance de l'haplophase et de la diplophase. Pour Dangeard le sporophyte comme le gamétophyte a primitivement des cellules à n chromosomes; la présence de $2n$ chromosomes est un état secondaire qui s'est réalisé dans l'un comme dans l'autre. Nous n'insisterons pas sur cette théorie dont les conséquences sont que le protonéma des Mousses est un sporophyte comme le corps vasculaire des Ptéridophytes, que le stade gamétophyte est en voie de disparition chez les plantes supérieures et que le stade sporozoïde pourrait bien se fondre avec le stade gamétozoïde en un stade sporo-gamétozoïde chez les animaux. Dès 1898 Dangeard disait que le sporophyte n'est pas représenté au moins chez l'animal supérieur; et il ajoutait: „Cette profonde différence entre les végétaux et les animaux supérieurs n'est pas en général suffisamment connue, même parmi ceux qui s'occupent de Sciences naturelles.“

Poirault et Raciborski avaient vu chez les Urédinées des cellules pourvues de deux noyaux se divisant simultanément dans une mitose commune. Frappés de la synergie de ces noyaux, ils les avaient nommés noyaux conjugués, les considérant comme intermédiaires entre deux noyaux et les deux moitiés d'un noyau bivalent.

¹⁾ Le Botaniste, 5^e série, 1896—1897.

²⁾ Le Botaniste, 5^e série, 1898.

³⁾ Revue des Idées, Paris, 15 janvier 1907.

Sappin-Trouffy démontre que les noyaux conjugués sont constants dans la phase qui débute dans l'écidie et se prolonge jusqu'à la téléutospore, qu'ils s'unissent en un seul dans la téléutospore et que les cellules sont uninucléées depuis le promycélium jusqu'à l'écidie chez les Urédinées complètes. Isolés ou appariés, les noyaux ont d'ailleurs le même nombre de chromosomes; Sappin-Trouffy rejette l'appellation de noyaux conjugués et n'attache pas d'importance à cette remarquable alternance.

Maire¹⁾ remet les choses au point. Développant une idée que j'avais suggérée²⁾ en analysant le Mémoire de Sappin-Trouffy, il envisage les deux noyaux à n chromosomes associés dans une même cellule comme équivalents d'un noyau à $2n$ chromosomes. Il nomme ce complexe un syncaryon. Comme le fait remarquer Maire, l'association des chromosomes de deux noyaux est le résultat immédiat de la fécondation, que ces noyaux soient confondus aussitôt sous la même membrane comme dans la phase diploïde de la majorité des êtres ou qu'ils restent enveloppés de deux membranes distinctes comme c'est le cas pour les œufs de *Cyclops*. Le mot syncaryon lui semble applicable dans les deux cas. Le mot syncaryophyte devient ainsi la traduction micrographique du mot: sporophyte ou de la locution: génération diploïde. Maire propose de distinguer un troisième stade sous le nom de progamétophyte; c'est la période réductionnelle durant laquelle les syncaryons redeviennent des noyaux à n chromosomes. N'est-il pas excessif d'attribuer à cette période de passage la même importance qu'aux deux stades principaux, aux générations alternantes de Hofmeister et de Strasburger? Si l'on entre dans cette voie, il faudra bien admettre un quatrième stade pour la période, également courte, où s'accomplit le passage inverse de la phase haploïde à la phase diploïde.

Chacun de ces passages débute par un acte important. Maire réserve le nom de fécondation à la convergence de deux noyaux. La fécondation s'opère au moment où les chromosomes de 2 noyaux deviennent synergiques, où ils forment un syncaryon dissocié ou fusionné. La perte de l'individualité des noyaux et de leurs chromosomes qui transforme le syncaryon en noyau à n chromosomes est distinguée par Maire sous le nom de mixie. La caryogamie de la téléutospore, comme les diverses fusions dangeardiennes, est une mixie et non une fécondation d'après la nomenclature de Maire.

Holden et Harper³⁾ remarquent que la fusion de deux unités nucléaires en une seule, la réduction, est l'aboutissant nécessaire de

¹⁾ Actes du Congrès intern. Bot. Paris, 1889.

²⁾ Année biologique, II, 1896.

³⁾ Wisconsin Acad., XIV, 1903.

l'acte sexuel. La caryogamie dangeardienne a bien, pour eux, le caractère essentiel de la fécondation, à condition toutefois de modifier l'acception courante du mot; ils la réduisent à l'amphimixie de Weismann. Les deux sens opposés assignés par Maire d'une part, par Holden et Harper d'autre part, au mot fécondation sont compris dans l'acception primitive et beaucoup plus large de ce terme. On voit par là qu'on n'applique pas sans risque de confusion de vieux mots à des idées nouvelles.

La fécondation au sens de Holden et Harper marque la fin du stade diploïde inauguré par la fécondation au sens de Maire. Cooke et Swingle¹⁾ voient dans toute cette phase de l'existence une extension de l'œuf fécondé.

Cooke et Swingle ne font qu'appliquer les données caryologiques à une théorie émise antérieurement par C. Macmillan.²⁾ Pour Macmillan le sporophyte n'est pas une plante comme le gamétophyte; il représente une interpolation entre deux générations de gamétophytes, résultant d'une segmentation plus ou moins prolongée de l'œuf fécondé. Cette segmentation représente une reproduction végétative surajoutée à l'œuf fécondé. Elle devient d'autant plus abondante et donne un corps d'autant plus différencié que l'individu est plus immobile. L'immobilité rend l'acte sexuel difficile. Tandis que chez les animaux la formation de l'œuf coûte peu, elle est onéreuse chez les plantes. La formation du sporophyte vient compenser la rareté des œufs en multipliant les individus nés de chaque œuf. Chez l'*Edogonium* où les moyens de déplacement sont multiples, le sporophyte se réduit à 4 zoospores, soit 4 plantes. Chez les Muscinées il se complique et à partir des Ptéridophytes différencie des feuilles et des racines. Macmillan ne croit pas que l'adaptation au milieu aérien ait provoqué directement le développement du sporophyte. Le changement de milieu n'aurait agi que secondairement en entravant le rapprochement sexuel.

Strasburger³⁾ critique la formule des auteurs américains, qui ne tient évidemment aucun compte du sens historique du mot œuf. L'idée pourtant répond à une réalité. Mais nous manquons de termes pour l'exprimer. J'employais autrefois, dans des cours inédits, le mot *chronigamie* pour désigner cette association persistante de 2 *n* chromosomes jusqu'à la réduction que je considérais comme l'intégration de la fusion commencée par le rapprochement sexuel.

En réalité les mots œuf, fécondation, empruntés au vocabulaire zoologique, ne répondent à rien de précis, à rien de constant chez

¹⁾ U. S. Departm. of Agric. Bureau of Plant Industry, 1905.

²⁾ American Naturalist, XXV, 1891.

³⁾ Progressus rei botanicae, I, 1906.

les Champignons où la sexualité ne se localise pas toujours sur des organes nettement circonscrits. Ils devraient être bannis de la mycologie.

L'association fonctionnelle de $2n$ chromosomes dans une seule cellule est un point de repère visible, démontrant que l'acte sexuel se produit. Les découvertes de Sappin-Trouffy et de ses émules indiquent, comme l'avait pressenti de Bary, que les organes sexuels des Urédinées doivent être cherchés dans l'écidie et, éventuellement, dans l'organe représentant le second sexe. L'analyse micrographique et la morphologie externe convergent vers le même point. De nouveau se pose la même question: les écidies représentent-elles l'organe femelle? Les spermogonies, fidèles acolytes des écidies, représentent-elles l'organe mâle?

Les spermaties ne fonctionnent pas actuellement comme gamètes. Dans les cas connus elles n'atteignent pas les jeunes écidies ni les cellules considérées par Blackman comme des trichogynes atrophiés. Mais Blackman¹⁾ leur trouve les caractères cytologiques des éléments fécondateurs: noyau volumineux et compacte, cytoplasme très réduit, absence de réserves.

En ce qui concerne l'écidie, ses cellules sont univalentes avec un noyau unique; c'est donc seulement à l'origine des chapelets de spores, que l'attention doit se concentrer. D'après les observations concordantes de Blackman²⁾ et de Christman³⁾, le premier syncaryon naît à la base de la file de spores écidienues chez les *Phragmidium violaceum*, *Phr. speciosum* et *Caeoma nitens* par le procédé qui d'après Farmer, réunit les noyaux de deux cellules voisines, dans le prothalle des Fougères apogames. Deux cellules uninucléées voisines entrent en communication par résorption de la membrane mitoyenne. Les deux noyaux réunis dans le même compartiment ne se fusionnent pas; ils entrent en division conjugée. Ainsi naît la première cellule-mère d'écidiospore qui, par une nouvelle mitose conjugée, fournira la spore terminale et la première cellule intercalaire. La cellule de conjugaison fournira par le même procédé toute une série de spores et de cellules intercalaires.

L'association physiologique des deux noyaux en un syncaryon apparaît donc comme un phénomène homologue de l'association physiologique des noyaux mâle et femelle dans le noyau de l'œuf.

L'association de deux cellules distinctes ne paraît pas constante dans la formation du premier syncaryon. Elle n'a pas été observée dans les diverses espèces de *Puccinia* et d'*Endophyllum* étudiées par

¹⁾ Annals of Botany, XVIII, 1904.

²⁾ Annals of Botany, XVIII, 1904.

³⁾ Botanical Gazette, XXXIX, 1905.

Maire¹⁾; un simple défaut de cloisonnement suffit pour réunir deux noyaux. C'est le dernier degré de l'apogamie.

Dans les Pucciniacées incomplètes étudiées par Sappin-Trouffy, Maire, etc. les écidies peuvent faire défaut; les syncaryons apparaissent dans les cellules terminales de filaments quelconques avant la formation des urédospores, et, si celles-ci sont également absentes, dans les cellules terminales des filaments qui vont produire les téléutospores.

D'après Holden et Harper²⁾ le *Coleosporium Sonchi-arvensis* présente une réduction extrême de la phase univalente, car la sporidie possède deux noyaux conjugués qui se reproduisent à travers toute la végétation jusqu'à la téléutospore.

Les Endophyllacées présentaient un intérêt spécial, puisqu'elles n'ont pas de téléutospores. On pouvait prévoir que les écidiospores seraient le siège des phénomènes caryologiques spéciaux aux téléutospores, puisqu'elles émettent un promycélium comme ces dernières. Il n'en est rien: Sappin-Trouffy n'y constate aucune caryogamie. Chez l'*Endophyllum Valerianae tuberosae* nommé et étudié par Maire³⁾, l'écidiospore mûre et la plupart des cellules du pseudo-péridium contiennent un seul noyau; mais au début il existait un syncaryon dont le second noyau a disparu par caryorhexie. Chez les autres espèces le syncaryon de l'écidiospore se maintient et subit une mitose conjuguée dont les produits s'isolent dans les quatre cellules du promycélium.

Dans ce groupe on observe donc alternativement, en dépit de l'isologie c'est-à-dire de l'équivalence numérique des noyaux, une phase à n et une phase à $2n$ chromosomes; celle-ci naît dans l'écidie; mais la caryogamie est supprimée comme un phénomène devenu superflu.

IV.

En dehors des Urédinées on n'avait pas recherché l'origine du premier syncaryon jusqu'en 1900. R. Maire⁴⁾ l'étudie chez les Basidiomycètes. Le premier syncaryon n'apparaît pas dans un organe extérieurement différencié en organe sexuel à la façon de l'écidie; mais il est de beaucoup antérieur à la formation de la baside. L'association synergique de deux noyaux se divisant par mitose conjuguée, n'existe pas dans la baside adulte, ni dans la basidiospore,

¹⁾ Bull. Soc. mycol. France, XVIII, 1902.

²⁾ Trans. Wisconsin Acad. Sc., 1903.

³⁾ Journal de Botanique, XIV, 1900.

⁴⁾ Acad. Sc. Paris, 1900. — Voir aussi: Ruhland, Bot. Zeitung, 1901, et Maire, Bull. Soc. myc., XVIII, 1902.

ni dans le mycélium diffus qui sort de cette spore. Les conidies portées parfois par ce mycélium sont également uninucléées. Si parfois les cellules du Champignon présentent à cette période des noyaux multiples, ceux-ci ne sont pas synergiques: les éléments sont apocyti-ques. Mais les syncaryons sont développés et faciles à reconnaître (car l'apocytie ne vient compliquer l'observation que dans les cellules âgées où le cloisonnement est paresseux) dès que les filaments se feutrent pour former les premiers rudiments de la fructification. On les retrouve aussi dans les sclérotés, les rhizomorphes, les cordons mycéliens et dans certains filaments robustes qui naissent tardivement. Comme ces mycéliums robustes ou les feutrages des cordons et des sclérotés présentent cette tendance à la complication histologique qui caractérise les carpophores fertiles avec lesquels leur homologie a souvent¹⁾ été démontrée, on est porté à comparer le tronçon de la végétation caractérisé par les syncaryons à la génération asexuée des anciens auteurs, au sporophyte de Strasburger. Mais on ne constate aucune trace d'organe sexuel à l'origine de ce tronçon, de même que sa fin n'est pas régulièrement marquée par une formation de spores. Le stade diploïde, ou syncaryophyte, n'est pas ici une génération, un individu distinct.

L'apparition du syncaryophyte n'est pas accompagnée d'une crise apparente, comparable à la fécondation; et comme, historiquement, la fécondation n'existe pas à ce moment, Maire conclut que la fécondation vraie n'existe pas chez les Basidiomycètes.

La grande importance du stade à deux noyaux synergiques semblait établir une barrière entre les Basidiomycètes et les Ascomycètes. En effet chez le *Peziza vesiculosa* Dangeard²⁾ avait signalé la naissance de l'asque aux dépens d'un crochet ou crosse dont toutes les cellules sont uninucléées à l'exception d'une seule, celle d'où procède l'asque. Le syncaryon semblait donc se former dans l'élément même qui va redevenir uninucléé par caryogamie. Le type de la crosse avait été retrouvé par Dangeard et par d'autres observateurs chez les Ascomycètes les plus variés; on le croyait donc constant. Aussi Harper³⁾, ayant vérifié l'importance du syncaryophyte chez l'*Hypocynus subtilis*, où il semble permanent et chez le *Coprinus ephemerus*, où les cellules sont nettement binucléées dans les lamelles, multinucléées (peut-être par apocytie?) dans le stipe et le chapeau, pense-t-il qu'il faut rejeter l'idée d'une parenté entre les Ascomycètes

¹⁾ de Seynes, Bull. Soc. bot. France, XXXIV, 1887. — Magnus, Vers. Naturf. u. Ärzte, Wiesbaden 1887. — Van Bambeke, etc.

²⁾ Le Botaniste, 4^e série, 1894.

³⁾ Botanical Gazette, XXXIII, 1902.

et les Basidiomycètes. Le lien génétique entre les vrais Basidiomycètes et les Urédinées lui semble par contre resserré par l'existence du syncaryophyte dans les deux groupes.

Le filament en crosse n'est pas aussi constant à l'origine de l'asque qu'on le croyait d'abord. Ruhland¹⁾ décrit chez le *Diatrype disciformis* des bouquets d'asques naissant isolément sur les côtés ou en fausse-ombelle vers le sommet d'un même filament. Cette observation de morphologie externe laissait prévoir que plusieurs cellules consécutives donnant des asques sont également munies de doubles noyaux.

La preuve caryologique a été fournie par Maire²⁾ pour les Pézizes. D'une façon constante chez le *Pustularia vesiculosa*, habituelle chez le *Galactinia succosa*, l'asque naît de l'article terminal précédé de plusieurs autres syncaryocytes qui ne fusionnent pas leurs noyaux et ne se développent pas en asques. Chez l'*Acetabula Acetabulum* plusieurs des cellules binucléées peuvent donner des asques comme chez le *Diatrype* de Ruhland.

Guilliermond³⁾ observe la même disposition chez une Pézize qu'il assimile plus tard⁴⁾ au *Galactinia succosa*, en même temps qu'il la signale chez l'*Acetabula leucomelas*.

La production de la crosse n'est donc pas un mode d'apparition des noyaux conjugués séparant les Ascomycètes des autres Champignons. L'incurvation peut faire défaut lors même que le syncaryon est unique et occupe l'avant-dernière cellule conformément au type de Dangeard. C'est ce que Maire a observé, à l'état d'anomalie chez le *Peziza vesiculosa* lui-même, Guilliermond d'une façon constante chez le *Peziza catinus*, Harper chez le *Phyllactinia*.

La signification de la crosse est inconnue; il est notable que, sans être nécessaire, elle se retrouve chez des Ascomycètes très éloignés par l'ensemble de leur organisation.

Du moment que la naissance de l'asque n'est pas enchaînée à une forme exceptionnelle de filament et que les syncaryons peuvent apparaître avant la cellule ascigène, Maire est d'avis qu'il n'y a pas à cet égard d'opposition tranchée entre les Basidiomycètes et les Ascomycètes. Les syncaryons se multiplient beaucoup plus chez ceux-là que chez ceux-ci; la différence est seulement quantitative.

L'interprétation de Maire est correcte; elle suffit pour imposer la réserve à ceux qui croiraient que les différences dans la période d'apparition des noyaux conjugués démontrent un défaut de parenté

¹⁾ Hedwigia, XXXIX, 1900.

²⁾ Soc. biologie, 1903. — Ac. Sc. Paris, 1903.

³⁾ Revue gén. Bot., XVI, 1904.

⁴⁾ Annales mycologici, III, 1905.

entre les Basidiomycètes et les Ascomycètes. Mais elle n'est pas plus évidente que l'interprétation contraire. On peut en effet objecter que les syncaryocytes des Ascomycètes sont toujours étroitement associés aux asques dans l'hyménium et que tous sont des asques virtuels, tandis que les cellules de la base d'un fruit ou celles d'un rhizomorphe de Basidiomycète sont sans connexions directes avec les basides.

Les hypothèses sont le fonds qui manque le moins; la certitude nous échappe toujours au moment où nous croyons la saisir. Nous ne savons pas si le stade diploïde à cellules binucléées est l'héritage d'une souche commune aux Champignons et aux êtres pourvus du sporophyte classique ou si c'est une acquisition indépendante, propre au groupe qui nous occupe; nous ne savons pas si sa durée croît ou décroît suivant l'élévation des Champignons dans la série; nous ne savons pas si son importance chez les Urédinées est un effet accessoire du parasitisme, si son extrême réduction chez les Ascomycètes les plus compliqués tient à la valeur supérieure de chaque noyau et de chaque chromosome.

Chapitre IX.

Cytogamie.

Les phénomènes nucléaires se sont montrés insuffisants pour caractériser la sexualité chez les Champignons, parce qu'elle ne se manifeste pas chez eux, ou du moins chez la majorité d'entre eux, par un acte défini, unifié, circonscrit dans le temps et dans l'espace, concentré dans une cellule, elle-même centralisée autour d'un noyau.

Chez beaucoup de Champignons, la caryogamie s'effectue entre noyaux qui ont toujours vécu ensemble, qui ont subi les mêmes influences depuis qu'ils sont individualisés, qui parfois ne se sont séparés qu'au moment de s'unir de nouveau. Elle ne saurait donc amener la création d'une personne nouvelle indépendante de ses générateurs, ce qui est aux yeux de la plupart des biologistes soit la raison d'être, soit la plus importante conséquence de la formation de l'œuf. Ceux-là même qui voient en elle la manifestation essentielle ou unique de la sexualité ont reconnu son insuffisance et ont cherché des compensations dans les associations cytoplasmiques.

Dangeard¹⁾ admettrait volontiers que la plante, ne trouvant pas dans ce mode de reproduction sexuelle une manière suffisante

¹⁾ Le Botaniste, 5^e série, 1897.

de modifier son système protoplasmique, y supplée par ces anastomoses entre filaments et thalles différents que l'on retrouve si fréquemment dans les groupes où cette reproduction existe (sporidies d'Ustilaginées, filaments germinatifs des spores d'Ascomycètes, etc.).

Arthur Meyer¹⁾ a remarquablement développé cette idée en démontrant un mélange réel, non une simple juxtaposition des cytoplasmes dans les anastomoses qui unissent soit les hyphes éloignées d'un même Champignon, soit des Champignons différents.

La formation de plasmodesmes entre cellules primitivement séparées par des membranes et, notamment, entre „Selbling“ différents, se ramène à un cas particulier de la plastogamie de Marcus Hartog.²⁾

Pouvons-nous dire que les unions végétatives viennent simplement remplacer ce qui manque à l'union sexuelle? Nous pensons plutôt que chez les Champignons, les organes sexuels et les organes reproducteurs ne s'opposent pas catégoriquement aux organes végétatifs.

Nous croyions connaître la sexualité, parce que nous avions discerné chez les êtres supérieurs un acte sexuel centralisé. L'éclat des découvertes concernant les détails de l'évolution nucléaire dans cet acte avait effacé tout le reste.

„El sol astra fugat, perfundens omnia luce.“

Chez les Champignons, l'acte sexuel est disloqué, dispersé dans le temps et dans l'espace en fragments épars, mal séparés des manifestations banales de l'activité. Mais ces fragments, sans éblouir personne, sont également apparents comme des étoiles dans la nuit de la cryptogamie.

C'est le grand intérêt biologique du groupe des Champignons de nous montrer séparément les éléments analytiques de l'acte sexuel que nous étions habitués à envisager avec ses conséquences comme un tout indissoluble et indépendant.

Ces notions éparses finiront par s'enchaîner suivant un ordre nouveau et permettront de mieux comprendre la sexualité en général. Elles amènent déjà une réaction contre l'omnipotence du noyau. Art. Meyer, partant de ses découvertes sur les unions protoplasmiques des Champignons, revendique un rôle pour le cytoplasme dans tout acte sexuel complet. Chez les Champignons, les divers mélanges cytoplasmiques qui s'accomplissent au cours de la vie ont à son avis rendu possible le déplacement de la caryogamie et son transfert aux cellules qui devancent de près la formation des spores.

¹⁾ Botan. Zeitung, LX, 1902.

²⁾ Report 61 meet. Brit. Ass. Adv. Sc., London 1892.

La cytologie n'a pas dit le dernier mot sur la sexualité des Champignons; elle ne doit pas faire négliger les autres indices; mais combinée aux données de la morphologie externe, de la morphologie comparée et de la physiologie expérimentale, elle fournira de solides points d'appui aux classifications de l'avenir.

Troisième partie.

La reproduction.

Sommaire. — Ch. 10. Prépondérance des organes reproducteurs dans la systématique des Champignons. Sa raison phylogénétique d'après Brefeld. — Ch. 11. Zoocystes et zoospores. Type uniflagellé et type biflagellé. — Ch. 12. Sporocystes à spores immobiles. — Ch. 13. Sporophores à spores externes.

Chapitre X.

Prépondérance systématique des organes reproducteurs.

La reproduction a servi de base aux essais de classifications mycologiques antérieurs à la découverte des organes sexuels. Elle garde une place prépondérante dans les classifications récentes; elle y est plus ou moins complètement dégagée de la sexualité, soit que celle-ci soit inconnue, soit qu'elle ne provoque pas une reproduction immédiate, soit qu'elle n'inaugure pas une diplophase aboutissant régulièrement à une formation de spores comme dans le sporophyte des Cryptogames vasculaires.

Dangeard a bien essayé d'introduire la caryogamie dans la définition de l'asque et de la baside; mais cette manifestation de la sexualité n'est pas strictement associée à tel ou tel mode de reproduction, puisqu'elle se montre, chez les *Puccinia* par exemple, dans la téléutospore d'où sortira le promycélium comparé à une baside cloisonnée, chez les *Coleosporium* dans cette baside elle-même, puisqu'enfin certaines basides incontestées se développent sans caryogamie préalable.

La prépondérance de la reproduction sur la sexualité dans la systématique des Champignons n'est pas, pour Brefeld, une simple nécessité pratique: c'est une conséquence de la nature même des Champignons et de leur évolution phylogénétique.

La doctrine de Brefeld¹⁾ part de la théorie des générations alternantes; mais elle admet un balancement dans l'importance des deux générations. Chez les Champignons, les organes de reproduction asexuée se développent en raison inverse des organes de reproduction sexuée; ils se substituent définitivement à eux dès qu'ils atteignent une haute perfection. Les Champignons sont divisés en *Phycomycètes* sexués et *Mycomycètes* asexués chez lesquels la reproduction sexuée ne laisse aucune trace. La série des Champignons, d'abord parallèle à la série des Algues dans les degrés inférieurs où elle ne s'en distingue que par l'absence de chlorophylle, se caractérise par la perte précoce de la sexualité, tandis que la série verte perfectionne ses caractères sexuels à mesure qu'elle s'élève des Algues aux Mousses et aux Phanérogames.

Je ne crois pas me tromper, dit Brefeld, quand j'admets que la démonstration de ces deux séries sexuelle et asexuelle a réalisé un des premiers et plus importants progrès possibles dans le domaine de la morphologie et de la systématique des plantes et de l'ensemble de la Biologie. La masse des Champignons qui jusqu'alors formait une moitié incorrecte et disparate du règne végétal devient désormais une partie essentielle à l'harmonie du système des plantes. La découverte d'une série asexuelle des êtres vivants augmente le trésor de nos connaissances morphologiques en général, ce qui importe, non pas seulement à la botanique, mais à tout le domaine de la morphologie. Cette découverte n'est pas une trouvaille fortuite et isolée, mais la résultante d'une somme de données acquises par des recherches méthodiques, par l'emploi de nouveaux procédés de culture, par un travail acharné de près de vingt ans. Avec le fil conducteur infailible de la morphologie comparée on évitera de s'égarer dans les chemins de traverse où de Bary s'est perdu . . .

Les idées de Brefeld sont logiques et ont exercé une influence énorme sur la systématique. Les grands ouvrages descriptifs publiés dans ces derniers temps en portent l'empreinte. Toutefois, malgré ses reproches parfois durs à l'adresse des organogénistes, Brefeld nous fournit une classification répondant, à peu de chose près, aux prévisions de de Bary.

Quelle que soit la logique de ses déductions, Brefeld n'a pas pu se dispenser de certaines hypothèses initiales qui n'ont jamais été démontrées. La plus gratuite de ces hypothèses est celle qui rattache aux Mucorinées, telles que nous les trouvons autour de nous, l'origine des deux séries divergentes qui aboutissent, d'une part aux *Ascomycètes*, d'autre part aux *Basidiomycètes*. Tout le système repose sur cette base artificielle.

¹⁾ Untersuchungen, VIII, 1889. — Jahresb. Schles. Ges. f. nat. Kultur, 1900.

Si je ne me trompe, Brefeld a placé cette hypothèse à la base de son édifice phylogénétique, tout simplement parce qu'il a construit le développement de la lignée des Champignons sur le même plan que le développement de ses propres connaissances sur les Champignons. Brefeld a inauguré ses mémorables travaux mycologiques¹⁾ par l'étude des Mucorinées. Et toute sa systématique se déroule à partir des Mucorinées. Nous verrons dans un instant que le même phénomène psychologique s'est renouvelé dans la conception phylogénétique de Dangeard qui a débuté par l'étude des Chytridinées et qui fait dériver tous les Champignons des Chytridinées.

Que les théories de Brefeld soient vraies ou fausses, nous sommes en présence de ce fait indiscutable: que les organes de reproduction sont toujours présents et le plus souvent apparents et bien distincts, lors même que la sexualité se réduit à des actes mal circonscrits à l'égard des fonctions banales de la végétation.

La séparation des spores qui reproduisent un Champignon nouveau représente dans sa plénitude l'acte de multiplication cellulaire qui, dans le principe, chez les Flagellates par exemple, se confondait avec la multiplication des individus et qui, chez les Végétaux, donne le plus souvent des corps pluricellulaires ou du moins plurinucléés. La limite entre la multiplication végétative et la reproduction est secondaire, tout comme la limite entre la réduction végétative et la réduction sexuelle qui est une mitose retournée, la mixie de Maire étant exactement l'inverse de la mitose.

Des thalles formés de cellules lâchement cohérentes se dissocient, dans certaines conditions, en totalité ou en partie. La fragmentation, le bourgeonnement donnent des éléments disséminateurs qui répondent à la notion générale de spore et assurent la multiplication du Champignon, la reproduction au sens le plus large du mot. A ce degré inférieur, l'appareil reproducteur n'a pas d'autre valeur systématique que l'appareil végétatif. Il fournit comme lui des caractères différentiels utilisables seulement pour la délimitation des sections d'ordre inférieur.

La spore prend une plus haute valeur systématique quand une différenciation secondaire provoquée par la combinaison de la reproduction avec la motilité (zoospores), avec la nutrition ralentie (spores durables) ou activée l'oppose d'avance et d'une façon plus apparente aux éléments végétatifs. Dans ces cas, son opposition à l'égard de l'appareil nourricier retentit sur les éléments dont elle procède immédiatement; on distingue alors des appareils reproducteurs plus apparents que les cellules multiplicatrices elles-mêmes. On range

¹⁾ Bot. Untersuchungen, I, 1872.

aujourd'hui parmi les organes reproducteurs toute la masse charnue des grands Champignons, depuis qu'on sait que son développement, généralement rapide et devançant peu l'émission des spores, est longuement préparé par la végétation du mycélium diffus. Dès l'époque où cette masse charnue était la seule portion connue du Champignon, on y avait distingué la partie qui produit les spores: tel est l'hyménium défini par Persoon¹⁾ et devenu le principal point d'appui de la classification de Fries. Tandis que Fries applique à la systématique une donnée anatomique de première importance, Lévillé²⁾ se montre un précurseur de la cytologie en analysant avec une étonnante précision l'élément d'où les spores procèdent immédiatement, élément qu'on peut nommer le sporophore.

Lévillé distingue les éléments reproducteurs à spores externes des éléments reproducteurs à spores internes sans établir de gradation entre les deux catégories; mais dans chacune d'elles, il reconnaît un type supérieur: la baside d'une part, la thèque de l'autre et il place les Basidiosporées et les Thécasporées avant les Clinosporées et les Cystosporées.

Les découvertes des frères Tulasne³⁾ sur l'hétéromorphisme amènent de Bary⁴⁾ à classer les divers sporophores d'un même Champignon. Chez les Ascomycètes, l'asque a la préséance sur le conidiophore. De Bary généralise et envisage les spores internes comme représentant la vraie fructification. Les spores externes sont accessoires. De Bary ne voit pas de motif suffisant pour faire une exception en faveur de la baside.

Fuckel⁵⁾ est moins exclusif; mais il admet que les organes reproducteurs qui coexistent parfois avec les asques, les conidiophores par exemple, ne suffisent pas pour classer définitivement un Champignon; il crée le groupe des *Fungi imperfecti* pour les espèces où l'on ne connaît pas de type supérieur de fructification. L'imperfection, ne l'oublions pas, porte souvent sur nos connaissances plutôt que sur l'organisation même du Champignon. La désignation de Deutéromycètes proposée par Saccardo⁶⁾ indique que souvent les Champignons connus seulement à l'état conidien sont dérivés de formes supérieures qui ont cessé de donner des fructifications mieux définies.

Tout le monde s'accorde pour considérer le type conidien comme inférieur. Lévillé l'avait bien compris en créant les classes des

¹⁾ Synopsis methodica fungorum, Goettingae 1801.

²⁾ Ann. Sc. Nat., Bot., 2^e série, VIII, 1837.

³⁾ Ann. Sc. Nat., Bot., 3^e et 4^e séries 1851 et suiv. — Selecta Fungorum Carpo-logia, Paris 1861—1869. — Fungi hypogaei, Paris 1851.

⁴⁾ Morphol. u. Physiol. d. Pilze . . ., Leipzig 1866.

⁵⁾ Symbolae mycologicae, Wiesbaden 1869.

⁶⁾ Sylloge fungorum.

Clinosporées, des Trichosporées et des Arthrosporées. Fuckel exprimait ce fait brut par la dénomination de *Fungi imperfecti*. Mais si nous nous plaçons au point de vue phylogénétique, l'appareil reproducteur ne suffit pas pour nous démontrer que cette infériorité est primitive ou secondaire. Nous ne savons donc pas si le titre de Deutéromycètes est justifié dans tous les cas. Ne vaudrait-il pas mieux en revenir au vieux mot Coniomycètes? On exprimerait ainsi le caractère visible dont nous sommes souvent forcés de nous contenter, au moins provisoirement, pour désigner une foule de Champignons dont les affinités sont multiples et le plus souvent incertaines.

Chaque jour de nouvelles découvertes révèlent l'existence de fructifications supérieures chez des espèces où l'on n'avait longtemps rencontré que des conidies. On lira avec intérêt le Mémoire où Klebahn¹⁾ a exposé ses vues sur la systématique des *Fungi imperfecti*.

Les conidies ont, aux yeux de Brefeld, une valeur propre qui leur est contestée par la majorité des auteurs. Elles ne représentent pas, pour lui, des organes reproducteurs accessoires à côté de la fructification principale. Les conidies, aussi bien que les basides qui sont des conidiophores régularisés, aussi bien que les asques, seraient de simples modifications du sac à spores des Zygomycètes. Tous ces organes reproducteurs sont homologues. L'asque et la baside marquent seulement les deux termes supérieurs de la progression vers la forme définie et le nombre défini, progression qui se retrouve partout dans le domaine de la morphologie, par exemple, en botanique, dans la structure de la fleur des Phanérogames.

Brefeld admet l'existence d'éléments conservateurs ou disséminateurs provenant directement de l'enkystement ou du morcellement de portions de l'appareil végétatif; mais il écarte l'éventualité d'une confusion entre les chlamydospores ou les oïdies qui sont des modifications de l'appareil végétatif et les conidies qui sont des modifications de l'appareil reproducteur. La distinction n'est pas toujours aussi simple dans la pratique.

Essayons d'exposer les progrès réalisés dans la connaissance des spores en nous dégageant des conceptions théoriques diverses qui ont guidé les recherches dans diverses directions, mais qui ont parfois faussé l'appréciation des résultats. Nous établirons ainsi une première dichotomie objective. 1^o La spore a une membrane propre, distincte de la membrane primitive du sporophore. Elle est primitivement intérieure. 2^o La membrane des spores est un prolongement de

¹⁾ Jahrb. wiss. Bot., XLI, 1904.

la membrane du sporophore plus ou moins individualisé à l'égard des filaments végétatifs; la spore est primitivement extérieure.

Cette distinction organographique est ordinairement exprimée en langage organogénique et l'on divise les spores en endogènes et exogènes. Cette terminologie est impropre. Un élément endogène est un élément engendré à l'intérieur d'un élément vivant différent de lui. Tel n'est pas le cas de la majorité des spores internes qui représentent toute la partie active de l'élément formateur; il ne persiste autour d'elles qu'une gaine inerte, parfois un liquide interstitiel, tout au plus un reste de protoplasme sans noyau, sans individualité, sans activité propre et indépendante de celle des spores. La séparation des spores internes n'est pas une génération, une endogénèse: c'est une concentration, une rénovation du sporophore entier ou divisé en plusieurs cellules équivalentes. Si l'on veut exprimer simplement la position visible des spores, sans préjuger l'origine de cette position qui est variée et qui n'est pas nécessairement une genèse, il est préférable de substituer aux termes de spores exogènes et endogènes ceux de spores externes et spores internes. On peut aussi employer ceux d'ectosporos et d'entosporos, dont le seul inconvénient est d'avoir une consonnance trop voisine des mots exospore et endospore, synonymes superflus d'exine et d'intine par lesquels on désigne les diverses couches de la membrane stratifiée de certaines spores internes ou externes. De Bary appelait déjà ectospore la spore externe; mais il appelait endospore la couche interne de la membrane.

Les spores internes (entosporos) représentent objectivement les éléments reproducteurs le plus complètement opposés à l'appareil végétatif dont elles s'affranchissent déjà avant de s'en éloigner.

Le sporophore dont le contenu se sépare en spores internes est appelé sporange par la plupart des mycologues. C'est encore un terme prêtant à confusion. La membrane primitive qui subsiste autour d'une ou de plusieurs spores ne saurait porter le même nom que les assises cellulaires qui constituent le sporange des Fougères. J'ai proposé¹⁾ d'employer le mot sporocyste. Davis²⁾ a tiré parti de cette remarque à propos des organes sexuels.

Nous aurons à nous occuper successivement: 1^o des sporocystes à zoospores ou zoocystes, 2^o des sporocystes à spores immobiles, 3^o des sporophores à spores externes.

¹⁾ Bull. Soc. botan. Fr., II, 1902.

²⁾ Botanical Gazette, XXXVIII, 1904.

Chapitre XI.

Zoocystes et zoospores.

Comme leur nom l'indique, les zoospores présentent la propriété qui, de tout temps, a paru établir l'opposition la plus apparente entre l'animal et le végétal. Elles ont la capacité de modifier brusquement leurs connexions avec le milieu extérieur, soit par une contractilité générale qui leur permet de ramper à la façon des Amibes, en se moulant sur les solides ou en englobant les parcelles ténues, soit en nageant au moyen de prolongements filiformes où la contractilité se localise et acquiert un degré supérieur. Ce sont surtout ces organes natatoires, essentiellement animaux, qui caractérisent les zoospores. Ces prolongements contractiles ne doivent pas être confondus, comme on le fait souvent, avec les cils vibratiles; ce sont des fouets (flagellum, *Θαύξ*) du même type que ceux des Flagellates.

Les zoospores chez les Champignons et les Algues sont considérées comme des organes reproducteurs, parce qu'elles s'opposent à des filaments végétatifs qui durent plus longtemps, se nourrissent et s'accroissent. La même structure est permanente chez les Flagellates où, par conséquent, la forme multiplicatrice se confond avec la forme nourricière; elle ne s'efface que durant des périodes de vie ralentie où le corps se revêt d'une enveloppe plus ou moins imperméable, pour se diviser en nouvelles cellules flagellées à la reprise de l'activité. On croirait les rôles intervertis; mais ce n'est qu'une apparence. La spécialisation des zoospores comme organes reproducteurs tient moins à leurs caractères propres et à leur mode d'activité qu'à leurs connexions avec des filaments immobiles. Elle semble résulter d'une division du travail acquise au cours de l'évolution.

Il vient naturellement à l'esprit l'idée que les zoospores des Champignons et des plantes vertes, quand elles sont conformes aux types connus chez les Flagellates, ne sont autre chose que les colonies primitives de Protozoaires dont le stade fixé s'est prolongé en acquérant la propriété de se nourrir sur place et de s'étendre à la façon des végétaux.

Dangeard¹⁾ est un précurseur de cette doctrine. Il en a malheureusement compromis le succès en la solidarissant avec la doctrine du monophylétisme qui n'avait plus les mêmes excuses qu'au temps de de Bary et avec une convention sur la limite tranchée du règne animal et du règne végétal, qui n'a rien à voir avec la phylogénie.

¹⁾ Ann. Sc. nat., Bot., 7^e série, IV, 1886. — Le Botaniste, 6^e série, 1898.

L'étude des zoospores n'est pas plus favorable au monophylétisme des Champignons que la comparaison des plantes confondues sous ce nom avec les divers ordres d'Algues. Les zoospores attribuées aux Champignons répondent à deux types fondamentaux connus chez les Flagellates: le type uniflagellé et le type à deux fouets égaux et terminaux.

Lotsy¹⁾ avec un sentiment profond des affinités, insiste sur cette distinction essentielle. Il est enclin à diviser les Champignons zoosporés en deux séries, dont chacune se partage les Siphonomycètes (Phycomycètes de de Bary) et les Archimycètes. La première série, caractérisée par les zoospores monotriches, comprend la majorité des Chytridinées et peut-être les *Monoblepharis* et les *Pythium*, aberrants à d'autres égards parmi les Phycomycètes. La deuxième série comprendrait les espèces à plusieurs fouets égaux, les Isocontes, c'est-à-dire le reste des Siphonomycètes et quelques Chytridinées, telles que *Pseudolpidium* et *Lagenidium*. La série monotriche semble avoir de tout autres affinités et se rattacher à des organismes plus simples que la série des Isocontes.

Le principe de cette séparation est très juste; mais comme le fait remarquer Lotsy, son application se heurte à de grosses difficultés. On rencontre chez les Champignons une foule de circonstances qui compliquent les spéculations phylogénétiques. Qui sait si, à côté des types primitivement monotriches, il n'en est pas d'autres où la vie parasitique ou saproisitique aurait amené la perte d'un fouet? Cette remarque s'applique particulièrement aux *Monoblepharis* et aux *Pythium*. Les Saprologniées auxquelles ces deux genres ressemblent à divers titres, ont des zoospores très variées (espèces diplanétiques, monoplanétiques, aplanétiques, sans compter les *Myrioblepharis* Thaxter à fouets très nombreux). Le fouet unique des *Pythium* est latéral comme la paire de fouets souvent inégaux des spores réniformes des Saprologniées, et non terminal comme celui des *Chytridium*. Thaxter²⁾ avait signalé des zoospores biflagellées sortant des filaments de certains *Monoblepharis*. Lagerheim³⁾ fondait même sur elles un genre *Diblepharis*. Mais Woronin⁴⁾ trouve de semblables spores biflagellées chez des *Monoblepharis* d'ailleurs munis de spores typiques à 1 fouet et les considère comme des parasites.

Il serait donc prématuré de classer les *Monoblepharis* dans la série uniflagellée ou dans la série des Isocontes. C'est un genre exceptionnel par ses organes reproducteurs comme par ses organes

¹⁾ Vorträge über botanische Stammesgeschichte, Jena, Fischer 1907.

²⁾ Botanical Gazette, XX, 1895.

³⁾ Sv. Vetensk. Acad. Handl., XXV, 1899.

⁴⁾ Mém. Ac. imp. St. Pétersbourg, 8^e série, XVI, 1902.

sexuels. Il a des allures de genre primitif avec ses spermatozoïdes, uniques parmi les Champignons filamenteux. Il n'a pas de parenté plus plausible avec les autres Champignons qu'avec les Algues vertes, telles que les *Edogonium* auxquels Lagerheim¹⁾ le compare, ou avec les *Vaucheria* qui en seraient les ancêtres d'après Thaxter.²⁾ Il est donc à souhaiter que ses affinités soient précisées par la découverte de formes nouvelles.

I.

Réserve faite pour les Monoblépharidées, les espèces uniflagellées se rattachent aux Monades d'une façon si étroite, que les mycologues ont souvent incorporé les Monadinées aux Champignons. Sorokin³⁾ place les Monadinées parmi les Chytridiacées reliées aux Mucorinées par les Zygochytriacées et formant avec les Phycomycètes de de Bary le groupe des Siphomycètes. Cette opinion se retrouve dans divers traités classiques, dont les auteurs, comme Sorokin, s'inquiètent peu du nombre et de la position des fouets.

Dangeard est particulièrement frappé de cette concordance entre les Chytridinées et les Monadinées où il cherche la souche animale des Champignons. Mais ses tendances évolutionnistes sont vaincues par le besoin didactique de catégories tranchées et il place entre les Monadinées et les Chytridinées la frontière du règne animal et du règne végétal. Dangeard demande le signe distinctif des deux règnes au mode de nutrition. La nutrition se rattache aux phénomènes les plus intimes et les plus obscurs de la vie. Dangeard ne nous oblige pas à creuser ces problèmes pour distinguer un animal d'un végétal. Il s'arrête à une propriété immédiatement visible, celle d'englober des substances solides. Si cette propriété existe, on a un animal, sinon on a un végétal. Ce dilemme rend d'une simplicité enfantine un problème qui a souvent embarrassé les biologistes. Aussi a-t-il été accueilli avec faveur par les systématiciens. Fischer⁴⁾ l'applique dans sa Flore des Champignons. Il est bon d'observer que l'englobement des solides n'est pas une fonction spécialement nutritive: c'est une manifestation de l'irritabilité en rapport avec la contractilité de la surface du corps et indépendante de la valeur alimentaire des objets enveloppés: c'est une fonction motrice qui prépare la nutrition comme la course de l'animal qui chasse sa proie, comme la préhension ou la

¹⁾ Sv. Vet. Ac. Handl., XXV, 1900.

²⁾ Botanical Gazette, XX, 1895.

³⁾ Travaux de la Soc. des naturalistes de Kazan, IV, 1874. — Sapiski Akademii nauk, 1881. — Arch. bot. du Nord de la France, 1882. — Rev. mycol., 1889 et 1890.

⁴⁾ Rab. Krypt. Flora, 1892.

déglutition des aliments par l'homme. La nutrition commence par l'absorption qui introduit les aliments dissous dans l'intimité de l'organisme ou à la rigueur par la digestion qui s'accomplit, soit dans l'atmosphère liquide extérieure à l'organisme, soit dans des invaginations de la surface externe, soit dans des vacuoles ou des sacs clos. L'absorption est également diffusive quand elle se fait par la surface externe et quand elle se fait par la surface des vacuoles qui entourent soit les solutions alimentaires, soit les substances solubles introduites par englobement ou transitoirement solidifiées à l'intérieur même des cellules.

Le critérium choisi par Dangeard est donc fondé sur les fonctions motrices et non sur le mode de nutrition indirectement influencé par ces expressions visibles de l'irritabilité. En dépit de la désignation incorrecte de nutrition animale opposée à nutrition superficielle, ce critérium est souvent d'un emploi commode. Mais son application devient arbitraire dans les cas limites et dans les cas où l'englobement est inconstant, sans compter qu'elle ferait passer dans le règne végétal bon nombre de Métazoaires. Par application de la définition de Dangeard, les Monadinées sont des animaux, les Chytridinées des végétaux; mais ce qui montre combien la division est artificielle, c'est que les deux groupes diffèrent sur un seul point. Dangeard l'indique sans ambiguïté: „La seule différence entre les Monadinées zoosporées et les Chytridinées consiste dans la nutrition qui, perdant ses caractères de nutrition animale, devient superficielle. La série végétale incolore des Champignons prend donc naissance aux dépens des Monadinées zoosporées par une simple modification de la nutrition, modification qui va entraîner par la suite une organisation spéciale de l'appareil végétatif.“ Réduite à ces proportions la distinction entre animal et végétal devient une quantité négligeable. Dangeard attache moins d'importance à la contractilité énergétique concentrée dans le fouet de la zoospore qu'à la contractilité générale qui aboutit à l'englobement. La frontière une fois franchie, il s'élève sans encombre de la Monadinée devenue Chytridinée par sa nutrition superficielle jusqu'aux Champignons supérieurs.

Les Chytridinées monotriches, dont les affinités avec les Monadinées sont incontestées, même par les auteurs qui les séparent par la frontière conventionnelle des deux règnes végétal et animal, ont une parenté beaucoup moins certaine avec les Champignons supérieurs et avec les autres groupes rattachés aux végétaux.

Les *Myxochytridiaceae* n'ont rien qui ressemble à un mycélium, rien de commun avec les Champignons authentiques et l'hypothèse d'une simplification portant à la fois sur le thalle et sur les spores échappe à toute vérification, à tout contrôle même analogique. Nous

ne sommes pas en droit de décréter des affinités d'après des caractères constamment négatifs.

S'agit-il d'une Mérolpidiacée, telle que le *Synchytrium Mercurialis* dont l'évolution est parfaitement connue depuis la belle monographie de Woronin¹⁾, ou le *S. decipiens* dont la cytologie a été précisée par Harper²⁾, par F. L. et A. Ch. Stevens³⁾, qui décrivent les mitoses, tout le protoplaste nu, uninucléé, après avoir grandi aux dépens de la cellule hôtalière, se résoud intégralement en nombreuses zoospores après s'être revêtu d'une membrane commune, puis séparé en nombreux sacs secondaires qui finissent par se remplir de zoospores. Si l'on veut considérer ces zoospores comme des organes reproducteurs, on doit constater qu'elles se distinguent de l'appareil végétatif dans le temps, mais non dans l'espace, puisque c'est le même corps protoplasmique qui fonctionne successivement comme organe nourricier puis comme organe de dissémination. N'est-il pas plus simple d'admettre que nous avons affaire à des Monades alternativement libres et parasites. L'alternance est encore plus simple chez le *Synchytrium Taraxaci* étudié par Dangeard⁴⁾, Rosen⁵⁾, Loewenthal⁶⁾, où la cellule parasite revêtue d'une membrane fonctionne directement comme zoocyste. Cette espèce rattache les Mérolpidiacées aux Monolpidiacées monotriches.

Sous le nom de Mycochytridiacées, on a décrit des espèces à 2 fouets ou sans fouets qui se rattachent aux Phycomycètes par leur thalle et parfois par leurs organes sexuels. Telles sont les *Ancylistaceae* déjà séparées des Chytridiaceae par Schroeter⁷⁾.

Des Monolpidiacées parasites d'autres Champignons ont été confondues avec leur hôte. Tels sont, d'après Fischer⁸⁾ les sacs à zoospores monotriches attribués par Borzi⁹⁾ au *Rhizomyxa hypogaea* qui ressemble par ses organes sexuels aux *Myzocytiium*; tels sont vraisemblablement l'*Hyphochytrium infestans*, le *Tetrachytrium triceps* et surtout le *Zygochytrium aurantiacum* de Sorokin, formes observées une seule fois et imputables à la pénétration d'une Chytridinée monotriche dans un thalle différent.

Si nous laissons de côté ces espèces douteuses, les Mycochytridiacées concordent avec les Myxochytridiacées par leurs zoospores.

¹⁾ Botanische Zeitung, XXVI, 1868.

²⁾ Annals of Botany, XIII, 1899.

³⁾ Botanical Gazette, XXXV, 1903.

⁴⁾ Le Botaniste, 2^e série, 1893.

⁵⁾ Beiträge z. Biologie d. Pflanzen, VI, 1893.

⁶⁾ Zeitschrift für Krebsforschung, III, 1905.

⁷⁾ Kryptogamen-Flora von Schlesien, 1886.

⁸⁾ Rabenhorst, Kryptogamen-Flora, I, 1892.

⁹⁾ Rhizomyxa, nuovo Ficomyceto, Messina 1889.

Les prolongements, radiciformes chez les Rhizidiacées, tubuleux chez les Cladochytriées, ont une structure insuffisamment connue, mais qui ne ressemble guère à la structure des filaments de Champignons. Nous n'avons pas de faits qui prouvent que ce groupe serve de trait d'union entre les Flagellates et les Champignons. Si l'on considère que la partie la plus considérable, la plus active de leur corps ressemble aux premiers, on aura des raisons suffisantes pour considérer l'ensemble des Chytridinées monotriches comme dépourvu de liens démontrés avec tout autre groupe du règne végétal. Il est indifférent de leur donner le titre de plantes ou d'animaux, pourvu que l'on ne se figure pas qu'une étiquette suffise pour fixer leurs affinités.

Les zoospores monotriches se retrouvent chez les Myxomycètes dont la ressemblance avec les Champignons est purement superficielle. Les biologistes ont moins d'hésitation à leur sujet que pour les Chytridinées bien que, par habitude, les zoologistes abandonnent aux mycologues le soin de les décrire. La contractilité se manifeste pendant toute la vie active par des déplacements ou des déformations; les membranes qui donnent aux Myxomycètes un aspect végétal ne se montrent que dans les périodes de repos. Les élatères qui ressemblent à des filaments de Champignons n'en ont pas la valeur morphologique, puisque ce sont des gaines isolant les vacuoles ou les espaces abandonnés par le protoplasme et non des membranes revêtant directement une énergide ou un groupe d'énergides.

Les zoospores sont de faible importance chez les Myxomycètes où elles n'ont qu'une durée éphémère entre les organes de vie latente et les corps amiboïdes qui persistent pendant la principale période de la vie; elles ont elles-mêmes une contractilité amiboïde très manifeste dans la portion opposée au fouet. Aussi font-elles défaut dans divers types qui d'ailleurs touchent de près aux Myxomycètes. Ce sont pourtant de vraies zoospores dont le fouet aboutit, d'après Plenge¹⁾ et Jahn²⁾, à un trichoplasme spécial en connexion avec le noyau. Leur présence ayant peu d'utilité actuelle n'en a que plus d'intérêt pour guider dans la recherche des affinités des Myxomycètes. C'est ce qui faisait présumer à de Bary que les Myxomycètes et les Chytridinées ont leur souche commune parmi les Flagellates.

Les Monadinées que Sorokin faisait rentrer dans les Chytridinées sont incorporées aux Myxomycètes par Zopf.³⁾

On a aussi réuni les Chytridinées et les Myxomycètes. Toutefois le mouvement amiboïde qui caractérise essentiellement l'élément

¹⁾ Verhandl. nat. med. Vereins Heidelberg, 1889.

²⁾ Ber. deut. Bot. Ges., XXII, 1904.

³⁾ Die Pilztiere oder Schleimpilze, Breslau 1885.

actif des Myxomycètes est exceptionnel chez les Chytridinées. (*Recessia amoeboides* Fisch.)

Schroeter¹⁾ sépare nettement les Myxomycètes des Champignons auxquels il rattache les Chytridinées. Il les place dans un nouvel embranchement nommé *Myxothallophyta* par opposition aux *Euthallophyta*; mais il ne paraît pas bien convaincu du caractère végétal de ce thalle muqueux, car il se demande s'il n'y aurait pas lieu de réunir les *Myxophyta* (Myxomycètes) aux organismes amiboïdes dont les formes de repos n'ont pas l'apparence de Champignons et qu'il nomme *Myxozoa*, pour en faire un groupe collectif des *Myxobia* affranchi de la répartition habituelle des êtres en animaux et végétaux.

Il est indifférent que l'on range les Myxomycètes et les Chytridinées parmi les végétaux, pourvu qu'on ne méconnaisse pas leurs affinités avec les Amibes et avec les Protozoaires à cellules monotriches. Il n'y a pas d'inconvénient à leur donner le nom de Champignons, s'il est bien entendu qu'on décerne ce titre à tous les êtres incolores qui ont l'apparence extérieure indiquée vulgairement par le mot Champignon, sans se préoccuper des liens généalogiques. Mais il paraît acquis que les Myxomycètes, les Chytridinées et les êtres amiboïdes ou uniflagellés qui oscillent autour d'eux n'ont pas d'affinités connues avec les Champignons caractérisés par un mycélium typique. Nous n'y reviendrons plus.

II.

Les zoospores à deux fouets des Phycomycètes sont identiques à certains Flagellates; elles se rencontrent d'autre part, avec les mêmes caractères essentiels, chez beaucoup d'Algues à structure siphonnée ou cellulaire. On peut y voir un indice de parenté entre ces divers êtres. Outre leurs affinités animales, elles offrent, contrairement aux Chytridinées uniflagellées, des affinités précises avec des plantes bien définies et pourvues de chlorophylle.

Ces zoospores tiennent dans l'ontogénie une place bien moins prépondérante que les zoospores uniflagellées, réserve faite pour quelques Algues telles que les *Phyllobium*, *Protococcus*, pour quelques Champignons tels que *Rhodochytrium*, *Pseudolpidium*, *Rozella*, *Woronina*.

Ces derniers genres n'ont de commun avec les Chytridinées que leur grande simplicité. Ils se distinguent par des spores durables à membrane épineuse non moins que par leurs zoospores biflagellées. Il faut rectifier l'opinion de de Bary²⁾ et de Lagerheim³⁾ qui

¹⁾ Engler-Prantl, Pfl.-Fam., 1889.

²⁾ Vergl. Morphol. u. Physiol. der Pilze, 1884.

³⁾ Botan. Zeitung, LI, 1893.

croyaient au passage des Protococcacées aux Chytridinées. Ces affinités n'existent qu'entre les Protococcacées et les Champignons biflagellés confondus, à tort, avec les Chytridinées.

Chez les Phycomycètes filamenteux, les zoospores n'utilisent qu'une partie du protoplasme; les sacs qui les contiennent apparaissent comme des organes circonscrits qui semblent avoir pour rôle de produire de nouveaux thalles, tandis que le corps immobile des Chytridinées semblait avoir pour rôle de produire les Monades dans lesquelles il se résoud. Le caractère animal survit à la formation d'un corps végétatif puissant, mais il se subordonne à ce dernier.

Chez les Chytridinées, le caractère animal est au moins égal au caractère végétal de la croissance sédentaire. Il est rarement d'une si grande importance chez les formes biflagellées. Chez la plupart des Phycomycètes, le caractère végétal est prépondérant et se manifeste dans le mode de végétation caractéristique des Champignons, c'est-à-dire dans les filaments ramifiés dépourvus de chlorophylle.

F. Rosen¹⁾ place les Flagellates à la base de la série dont les premières ramification donnent les Algues. Des Chlorophycées issues des Flagellates se détachent: d'une part les plantes vasculaires, d'autre part les Champignons. Cette filiation paraît exacte, du moins pour les Champignons zoosporés. Lotsy²⁾ exprime une opinion analogue.

Réservant à l'avenir le dernier mot sur la position systématique des *Monoblepharis*, nous pouvons conclure de l'examen des zoospores que, selon toute vraisemblance, les Chytridinées sont très proches parentes des Monades conformément à l'opinion de Dangeard, mais que les Phycomycètes dérivent des Flagellates par l'intermédiaire des Algues vertes conformément à la théorie classique.

Chapitre XII.

Spores internes immobiles.

Les spores internes immobiles ont avec les zoospores une ressemblance et une différence. La ressemblance porte sur la situation des spores à l'abri d'une membrane commune provenant du protoplasme continu qui s'est distribué aux spores. Elle indique dans les deux cas un changement survenu entre les propriétés primitives de l'élément initial et les propriétés nouvelles des éléments enveloppés. Ce

¹⁾ Beiträge z. Biol. d. Pflanzen, VIII, 1901.

²⁾ loc. cit.

changement amène un contraste moins frappant que celui qui oppose les cellules flagellées aux éléments végétaux, mais néanmoins positif. La différence porte sur l'organe le plus nettement animal; elle est négative puisque les fouets contractiles font défaut. Mais ce caractère négatif n'exclut pas les affinités, car il peut résulter d'un défaut d'usage lié au changement d'habitat et à une régression consécutive. Nous voyons, par exemple chez les Saprolegniées, les fouets inégalement développés, inconstants ou fugaces.

Dans les familles où les entosporos immobiles existent à l'exclusion des zoosporos, les sporocystes ont avec les zoocystes une parenté possible, mais incertaine tant qu'on n'a pas recours à d'autres indices d'affinité tirés, soit du mode de développement des sporocystes, de leur place dans l'ontogénie, de leurs connexions avec les autres organes, soit de l'ensemble des caractères qui dénotent la filiation des espèces qui en sont pourvues. Le problème devient complexe, et les solutions basées sur des analogies et des appréciations personnelles sont variées et discutables.

Si l'on admet l'unité des Phycomycètes, comme de Bary, les sporocystes des Mucorinées sont homologués avec les zoocystes des Saprolegniées. Cette opinion a de nombreux adeptes. Toutefois il n'en résulte pas qu'ils proviennent directement l'un de l'autre. Il paraît évident à Dangeard¹⁾ que les sporocystes des Mucorinées, comme les zoocystes des Péronosporées et des Saprolegniacées, dérivent de ceux des Chytridiacées.

Brefeld²⁾ au contraire, croyant à une différence fondamentale entre les Oomycètes et les Zygomycètes, n'a aucune raison d'admettre une homologie entre les zoocystes des premiers et les sporocystes des seconds.

Les relations des sporocystes des Phycomycètes avec les sporocystes des Eumycètes dont les spores sont toujours immobiles ont donné lieu aux mêmes divergences d'opinions. Les anciens auteurs qui basaient leurs classifications sur les caractères morphologiques les plus superficiels ont été immédiatement frappés de la différence qui oppose les asques des Champignons charnus aux vésicules des Moisissures. Lévillé³⁾ utilise ces organes pour définir les deux classes des Thécasporées et des Cystosporées. Cette démarcation semblait confirmée par les découvertes récentes sur les organes sexuels aussi bien que sur le thalle, siphonné chez les Cystosporées, cloisonné chez les Thécasporées que l'on nomme plus usuellement Ascomycètes.

¹⁾ Le Botaniste, 9^e série, 1906.

²⁾ Untersuchungen, VIII, 1889.

³⁾ Considérations mycologiques suivies d'une nouvelle Classification des Champignons, Paris 1846.

De Bary, en signalant chez quelques Ascomycètes des organes comparables aux organes sexuels des Phycomycètes, ouvrait la porte à un rattachement des asques des Eumycètes aux sporocystes des Phycomycètes. Cette opinion a été explicitement formulée et défendue par Brefeld.¹⁾ L'asque n'est pour lui qu'un sporocyste perfectionné.

En quoi consiste ce perfectionnement? A quoi distinguerons-nous l'asque? On a défini l'asque, tantôt par ses caractères propres, organographiques ou organogéniques, tantôt par les connexions de la reproduction dont il est l'organe avec la sexualité.

I.

Les systématiciens se contentent en général des caractères visibles du sporocyste adulte, ayant une forme définie et un nombre constant de spores. Telle était la conception de la thèque pour Lévillé. Telle est celle de Boudier²⁾, fidèle conservateur de la terminologie primitive. L'usage qui s'est établi d'appeler asque le même organe ne paraît pas suffisamment justifié à l'éminent spécialiste; si nous suivons cet usage, ce n'est pas que nous méconnaissions la valeur des raisons exposées par Boudier; mais le mot asque prévaut dans toutes les discussions récentes et il ne prête pas à confusion.

L'organographie sert de base à la définition de l'asque pour Brefeld, Saccardo³⁾, Lindau⁴⁾, etc. Elle suffit largement quand il s'agit des Champignons charnus pour lesquels Lévillé avait créé le nom de Thécasporées. Les variations de structure de la membrane, marquant une différenciation inégale et une adaptation progressive à l'expulsion des spores, ont permis à Boudier⁵⁾ de fonder sur ces caractères des coupures très naturelles en partageant les Discomycètes charnus en Operculés et Inoperculés. Cette division cadrait mal avec la forme extérieure de la fructification, stipitée ou sessile, qui reste la base en apparence commune de la classification des Ascomycètes dans les grands ouvrages systématiques. Mais Boudier connaissait trop bien les Discomycètes pour proposer un système artificiel fondé sur un caractère unique. Il n'introduit les caractères de la déhiscence de l'asque dans la définition des deux grandes sections des Discomycètes charnus, qu'en montrant leur concordance avec des particularités liées à l'habitat, à la forme des asques et des spores, à la texture enfin. Celle-ci se traduit par des caractères

¹⁾ Untersuchungen, VIII, 1889.

²⁾ Bull. Soc. mycol. France, VI, 1890.

³⁾ Sylloge fungorum.

⁴⁾ Rabenhorst's Kryptogamen-Flora.

⁵⁾ Bull. Soc. mycol. France, I, 1885.

visibles et tangibles sans le secours du microscope ni d'aucun autre instrument: si bien qu'il devient facile, avec l'usage, de reconnaître, rien qu'à l'aspect extérieur d'une espèce, si elle est operculée ou non.

Cette division est si naturelle qu'elle a été en partie retrouvée par E. J. Durand¹⁾ qui, sans citer les travaux de Boudier, circonscrit, d'après l'histologie microscopique, les familles des Pézizacées et des Ascobolacées qui sont operculées, les familles des Hélotiacées et des Mollisiacées qui sont inoperculées. J. Lagarde²⁾, le microscope en main, vérifie pleinement les vues de Boudier.

L'organographie de l'asque adulte permet donc, non seulement de distinguer des autres sporocystes les asques hautement différenciés, mais même parfois de classer les Champignons qui les possèdent. Mais il y a des asques de structure plus simple, dont la nature n'est pas immédiatement évidente. Les qualités morphologiques et numériques de l'organe développé sont plus fixes dans un microcyste (sporangiole) tétrasporé de *Thamnidium* que dans bien des sacs sporifères d'Ascomycètes incontestés. Les sacs entosporés des Levures sont des asques pour les uns, des sporocystes inférieurs pour les autres. L'organographie ne suffit donc pas pour définir l'asque.

II.

Harper³⁾ en revient à l'organogénie déjà préconisée par de Bary. Comme ce dernier, il attache une grande importance à l'épiplasme qui a été l'objet de nombreuses études, parmi lesquelles celles d'Errera⁴⁾ font époque. Il y voit l'indice d'une formation cellulaire libre chez les Ascomycètes, tandis que les Phycomycètes forment leurs spores par division du contenu total du sporocyste. Dans l'asque, chaque noyau avec la portion contiguë du cytoplasme s'isole par une membrane. Ce n'est pas le noyau lui-même, mais, d'après Faull⁵⁾ le centrosome lié au noyau, qui dirige l'individualisation des spores. Il reste autour des spores et entre elles un résidu du cytoplasme primitif, que l'on envisage comme une portion de la cellule-mère survivant à la génération des cellules-filles. Quelle individualité, quelle vitalité propre persistent dans le cytoplasme abandonné dans l'asque par les spores qui, d'habitude, ont utilisé tous les noyaux? C'est ce qui n'est pas déterminé. Il semble que ce sont les spores qui se débarrassent de l'épiplasme superflu et non l'épiplasme qui engendre les spores.

¹⁾ Bull. Torrey bot. Club, XXVII, 1900.

²⁾ Annales mycologici, IV, 1906.

³⁾ Jahrb. Wiss. Botanik, XXX, 1897. — Annals of Botany, XIII, 1899.

⁴⁾ L'épiplasma des Ascomycètes. Thèse, Bruxelles 1882.

⁵⁾ Proc. Boston Soc. of Natural History, XXXII, 1905.

Juel¹⁾ conteste la valeur de l'épiplasme pour caractériser l'asque, car il en démontre la présence chez les *Taphridium* qui se distinguent à tous égards des Ascomycètes et qu'il transfère des Exoascées parmi les Protomycétacées.

Les Phycomycètes s'opposent aux Ascomycètes par l'absence d'épiplasme. Dans leurs sporocystes le cytoplasme se fragmente en morceaux dans lesquels les noyaux semblent passivement englobés en nombre inconstant.

Harper²⁾ fait ressortir combien la fragmentation du protoplasme des sporocystes de Mucorinées ressemble à la formation des îlots qui, sans se revêtir de membrane propre, aboutissent à la production des zoospores de *Synchytrium Taraxaci*, combien, en particulier, l'évolution des *Pilobolus* ressemble à celle du *Synchytrium decipiens*. Dans les deux cas, le morcellement du cytoplasme aboutit, sans laisser d'épiplasme, à la formation de corps uninucléés, dont les divisions ultérieures produiront le zoocyste définitif chez la Chytridinée, les spores chez la Mucorinée.

Ce rapprochement est peut-être la meilleure preuve de l'insuffisance de la prétendue formation libre comme indice des affinités. Il existe en effet entre les *Synchytrium* et les Mucorinées une différence d'ordre cytologique, d'autant plus importante qu'elle concerne les phénomènes précoces du développement du sporocyste. Chez les *Synchytrium*, le protoplaste qui donnera les zoospores est primitivement uninucléé; le sporocyste des Mucorinées est dès le début un cénocyte. C'est là une différence initiale, peut-être fondamentale, diminuant la portée des analogies consécutives. Ce n'est point dans ces analogies qu'on trouvera une preuve d'affinité entre les Phycomycètes et les Chytridinées. Les ressemblances tardives résultent peut-être simplement de la conformité des organes dans lesquels le protoplasme évolue; ce serait l'évolution nucléaire qui serait subordonnée à la forme extérieure.

Nous pouvons exclure des asques tous les sacs où les noyaux des spores ne procèdent pas d'un noyau initial unique. Tel est le cas des *Taphridium* d'après Juel. Chez les *Ascoidea*, le sac entosporé est primitivement plurinucléé selon les descriptions de M^{lle} Popta³⁾ qui cependant maintient le genre parmi les Ascomycètes. L'auteur n'a pas déterminé si tout le protoplasme, ni même si tous les noyaux sont utilisés par les spores. Les organes décrits comme asques chez les *Protomyces* débutent aussi par un protoplaste plurinucléé, selon les observations concordantes de Sappin-Trouffy⁴⁾,

¹⁾ Bihang Sv. Vet. Akad. Handl., XXVII, 1902.

²⁾ Annals of Botany, XIII, 1899.

³⁾ Flora, LXXXVI, 1899.

⁴⁾ Le Botaniste, 5^e série, 1897.

Popta¹⁾, Dangeard.²⁾ Ce genre est rattaché aux Phycomycètes, par M^{lle} Popta; Dangeard y voit une simple modification des Chytridinées. On s'accorde à l'écarter des Ascomycètes.

Le genre *Dipodascus* est plus embarrassant. D'après Juel³⁾ le sac entosporé est plurinucléé dès l'origine, mais un seul de ses nombreux noyaux, issu de la fusion d'un noyau mâle avec un noyau femelle donnerait les spores; les autres dégénèrent. L'évolution nucléaire participe donc des caractères de l'asque et de ceux des oospores cénocytiques des Péronosporées.

Juel, ainsi que Faull, est tenté de rechercher les ancêtres directs de certains Ascomycètes parmi les Phycomycètes zoosporés. L'organogénie suggère donc des rapprochements imprévus et variés: les uns décelant des traits communs entre les Mucorinées et les Chytridinées uniflagellées, les autres trouvant les Ascomycètes plus proches des Péronosporées biflagellées que des Mucorinées, des Oomycètes que des Zygomycètes de Brefeld.

III.

Harper⁴⁾ a pensé rattacher le caractère morphologique le plus apparent de l'asque, le nombre défini de ses spores, à ses connexions avec la sexualité. On est naturellement porté à généraliser les faits observés chez les êtres supérieurs, où les phénomènes cytologiques connexes de la sexualité revêtent une allure uniforme. C'est notamment une idée répandue, que le passage de la phase diploïde (à $2n$ chromosomes) à la phase haploïde (à n chromosomes) exige une réduction qualitative et une réduction quantitative. On a voulu retrouver cette double réduction dans les deux divisions consécutives qui, dans la baside, donnent les noyaux primaires des spores. Mais chez les Ascomycètes, telles que le *Phyllactinia*, où l'endocaryogamie de l'asque succède à l'exocaryogamie sexuelle, le noyau d'où procèdent les spores est théoriquement quadrivalent. Suivant Harper la triple division du noyau primaire est une conséquence naturelle des deux fusions nucléaires qui s'accomplissent au cours du développement de l'ascocarpe.

On peut objecter que la triple division n'est pas constante et qu'elle se produit chez les Ascomycètes où l'exocaryogamie est supprimée. Mais il ne faut pas juger des phénomènes cytologiques d'après le nombre définitif des spores. Chez le *Phyllactinia* par

¹⁾ loc. cit.

²⁾ Le Botaniste, 9^e série, 1906.

³⁾ Flora, XCI, 1902.

⁴⁾ Carnegie Institution, Washington, oct. 1905.

exemple, les trois mitoses donnent seulement deux spores parce que sur les 8 noyaux, 6 dégèrent. S'il y a moins de 8 noyaux, on peut supposer (des hypothèses ne manquent jamais) que la dernière ou les deux dernières divisions sont ajournées.

Si les spores sont très nombreuses, on invoquera la reprise de la division végétative avant l'émission des organes de propagation. Mais ces explications ne conviennent pas à l'*Hypocrea fungicola* Karst. On avait cru que cette espèce avait 8 spores se dédoublant ultérieurement. Ruhland¹⁾ a montré que l'asque produit 16 spores équivalentes naissant par une quadruple bipartition et s'isolant comme les ascospores typiques par le procédé qu'on est convenu, avec de Bary et Harper, de nommer formation libre.

Pour s'en tenir aux faits: le nombre des divisions qui amènent la formation des ascospores n'est pas constant et il ne présente pas de relation fixe avec les fusions de noyaux ou de chromosomes qui ont pu précéder de près ou de loin les divisions.

L'hypothèse de Harper ne se prête donc pas à une vérification rigoureuse.

Dangeard²⁾ propose de prendre l'endocaryogamie comme le signe distinctif de l'asque. Convaincu que la sexualité est attachée à la reproduction depuis les périodes de l'évolution antérieures à la différenciation du type Champignon, il ne conçoit pas que le sporocyste asexué puisse donner naissance au sporocyste sexué, que l'asque ait ses précurseurs dans les organes entosporés des Mucorinées ou des Péronosporées. L'asque, dit-il, est un sporogone provenant de la germination de l'œuf.

Comme nous l'avons vu plus haut, l'endocaryogamie dangeardienne a des connexions très variables avec la production des spores, qu'il s'agisse des spores internes des Ascomycètes ou de certaines levures, des basidiospores, des chlamydospores des Urédinées ou des Ustilaginées. En tout cas nous n'avons pas trouvé de connexion fixe entre le nombre défini des spores et celui des divisions réductrices. Il peut donc paraître prématuré de faire entrer ce phénomène dans la définition d'un appareil reproducteur déterminé. De plus, sans contester la nature sexuelle d'une fusion de noyaux quelconque, les mots œuf, germination, sporogone nous paraissent détournés de leur acception usuelle quand ils sont appliqués à l'asque et à son développement. Ce sont des expressions tendancieuses qui traduisent une théorie plutôt que les faits. Si l'on s'en tient aux données acquises, nous savons que la caryogamie est très fréquente chez les Ascomycètes; mais elle n'est pas nécessairement le prélude de la formation des

¹⁾ Verhandl. Botan. Vereins der Provinz Brandenburg, XLII, 1900.

²⁾ Le Botaniste, 9^e série, 1906.

ascospores. Son absence chez les Phycomycètes n'est pas certaine; il est même probable qu'elle précède de bien près le développement du sporocyste qui, chez les Mucorinées, se forme à la germination des zygosporos; les expériences de Blakeslee rapprochées des observations préliminaires de Dangeard parlent dans ce sens.

Nous ne savons pas si la fusion dangeardienne est constante au début de la formation des sacs endosporés homologues des asques, ni si elle suffit pour démontrer l'homologie d'un sac endosporé avec les asques. Mais par suite de sa connexion fréquente avec le développement de l'asque, sa présence combinée avec les autres propriétés des asques donne une plus grande probabilité à ces homologies; son absence peut aider à rectifier une assimilation basée sur des analogies trompeuses.

Le défaut d'endocaryogamie dans les sporocystes de *Taphridium* (qui ont en même temps une forme irrégulière, un nombre variable de spores et des noyaux multiples dès le début) confirme les données organographiques et organogéniques qui les séparent des asques malgré la présence d'un épiplasme.

Ce même défaut est beaucoup moins démonstratif chez les *Protascus* étudiés par Dangeard¹⁾ dont le sac sporifère a les caractères organographiques et organogéniques des asques, bien que Dangeard refuse à la matière intersporaire la valeur d'un épiplasme.

L'existence de l'endocaryogamie confirme les affinités des *Thelebolus* avec les Ascomycètes, conformément à la remarque de Dangeard²⁾, parce que tous les détails cytologiques étudiés par Ramlow³⁾ concordent avec ceux des asques.

Le sac entosporé des *Dipodascus* au contraire n'est pas un asque selon Juel⁴⁾ (bien que les spores naissent d'un noyau conjugué), parce que ce sac a une forme indéfinie et des noyaux multiples à l'origine et cela en dépit de l'importance de la matière intersporaire primitivement nucléée.

La découverte de l'endocaryogamie par Faull⁵⁾ dans le jeune sac entosporé des Laboulbéniciées présente un intérêt tout spécial, parce que ce groupe diffère beaucoup des Ascomycètes ordinaires par ses organes sexuels du type des Floridiées. Et pourtant les anciens systématiciens ne doutaient pas de ses affinités avec les Ascomycètes.

Montagne et Robin⁶⁾ qui, les premiers, signalent le genre *Laboulbenia*, le placent parmi les Pyrénomycètes. Peyritsch⁷⁾

¹⁾ C. R. Acad. Sc. Paris, CXXXVI, 1903. — Le Botaniste, 9^e série, 1906.

²⁾ Le Botaniste, 9^e série, 1906.

³⁾ Botan. Zeitung, 1906.

⁴⁾ Flora, XCI, 1902.

⁵⁾ Science, N. S., XXIII, 1906.

⁶⁾ Robin. Hist. nat. des végétaux parasites, Paris 1853.

⁷⁾ Wien. Akad., LXVIII, 1873.

aperçoit le groupement des ascospores sans distinguer nettement la paroi des asques. Il faut arriver à l'admirable monographie de R. Thaxter¹⁾ pour connaître tout ce que la morphologie externe et la morphogénie pouvaient révéler sur ce groupe aussi homogène dans ses traits essentiels que varié dans les détails. Il est dès lors indubitable que les Laboulbeniales se comportent comme les Ascomycètes dans la formation des spores, comme les Floridées dans la localisation du processus sexuel.

Nous n'avons donc aucune raison de refuser le nom d'asque au sac sporifère des Laboulbéniciées plutôt qu'à celui des *Pyronema*. Mais si l'on maintient que ceux-ci proviennent des Phycomycètes, ceux-là des Floridées, c'est l'asque qui doit être déchu de la valeur taxinomique prépondérante et infaillible qu'on était porté à lui attribuer.

Dangeard suggère que les ressemblances entre les organes sexuels des Floridées et des Laboulbeniales ne sont pas rigoureusement démontrées, qu'au surplus on serait aussi bien fondé à considérer les Champignons comme la souche commune des Algues vertes et des Algues rouges qu'à soutenir la dérivation inverse.

Sachs²⁾ fait provenir les Ascomycètes des Floridées, les Phycomycètes des Siphonées. Zopf³⁾ partage cette opinion, ainsi qu'A. Meyer⁴⁾ qui insiste surtout sur la concordance des appareils végétatifs. Mais les vues de de Bary sur les affinités des Phycomycètes avec les Erysiphées et les Pyronémées surnagent et trouvent un nouvel appui dans les travaux de Harper et la valeur des asques est remise en question. Déjà W. Krüger⁵⁾ rattache son *Prototheca* aux Protococcacées, les autres Ascomycètes aux Floridées. Lindau⁶⁾ se demande si les Laboulbéniciées ne sont pas des Ascomycètes ayant une autre souche que les autres.

Lotsy⁷⁾ s'arrête, indécis, devant la difficulté d'admettre une origine polyphylétique ou du moins diphylétique pour les Ascomycètes.

La combinaison de la formation de spores internes avec une fusion nucléaire n'est pas un phénomène spécial à un groupe de Champignons. Elle se retrouve chez les Fougères, à cela près que la formation des tétraspores est séparée du rapprochement des noyaux par de nombreuses divisions équationnelles du noyau de conjugaison. Lotsy propose d'employer le mot diplosporange dans les deux

¹⁾ loc. cit.

²⁾ Traité, 1874.

³⁾ Handbuch der Botanik, IV. Die Pilze, 1890.

⁴⁾ Botan. Zeitung, LX, 1902.

⁵⁾ Beiträge z. Phys. u. Morph. niederer Organ., IV, 1894.

⁶⁾ Engler und Prantl, Pfl.-Fam.

⁷⁾ loc. cit.

cas. Si l'on accepte le mot diplosporange comme l'expression d'un fait, il faut qu'il soit bien entendu que ce mot ne préjuge ni la constance du fait dans un groupe naturel, ni sa valeur systématique. Cette valeur reste en réalité fort indécise chez les Champignons. Les phénomènes nucléaires ne nous renseignent pas mieux que la morphologie externe sur les affinités des Mucorinées ou autres Phycomycètes et des Ascomycètes.

IV.

Les caractères distinctifs de l'asque, empruntés à l'organographie, à l'organogénie, aux rapports de l'asque avec la sexualité s'étant montrés précaires justement dans les cas douteux, on peut se demander si l'asque est bien l'unité fixe sur laquelle les systématiciens compaient trouver un point d'appui solide, si les différences qu'il présente à l'égard des sporocystes inférieurs ne sont pas purement quantitatives, non qualitatives. Loin de trouver dans l'asque une mesure connue des affinités, c'est au contraire à la phylogénie et à l'ontogénie qu'il va falloir demander le moyen de reconnaître l'asque.

Brefeld¹⁾ pense trouver dans la morphologie comparée les termes de passage entre le sporocyste des Mucorinées, caractéristique des Cytosporées de Lévillé et l'asque défini, caractéristique des Thécasporées de cet auteur ou Ascomycètes. Ces formes intermédiaires constituent l'ordre des *Hemiasci*.

Les *Hemiasci* de Brefeld ont le sporocyste mal défini des Mucorinées et le mycélium cloisonné des Ascomycètes. Ils forment en réalité un groupe très disparate, dont les divers représentants ont des affinités qui ne sont immédiatement évidentes, ni avec les Phycomycètes, ni avec les Ascomycètes. Ils ont eu pourtant un succès durable et figurent dans la plupart des classifications récentes, non sans quelques modifications à leur circonscription ou à leur définition.

Brefeld comprenait sous le nom d'*Hemiasci* les genres *Ascoidea*, *Protomyces*, *Thelebolus*, types d'autant de sections. Lagerheim²⁾ y ajoute le genre *Dipodascus* qui se distingue par une différenciation sexuelle extérieurement apparente. Schroeter³⁾ divise l'ordre des *Hemiascineae* en 3 familles: 1^o les *Ascoideae* avec les genres *Ascoidea* et *Dipodascus*, 2^o les *Protomycetaceae* avec les *Protomyces* et les *Endogone*, 3^o les *Monascaceae* avec les genres *Monascus*, *Helicosporangium*, *Papulaspora*. Il en exclut le genre *Thelebolus*. Lindau, après plusieurs hésitations dont nous trouvons l'indice dans la suite des Pflanzen-

¹⁾ Untersuchungen, IX, 1891. Die *Hemiasci*.

²⁾ Jahrb. wiss. Bot., XXIV, 1892.

³⁾ Engler und Prantl, Pfl.-Fam., I, 1894.

Familien qu'il continue après la mort de Schroeter, restitue ce genre aux *Hemiasci*, comme type d'une famille des *Thelebolaceae*, dans un ouvrage récent¹⁾ où il admet d'ailleurs les 3 familles de Schroeter. Un fait intéressant à signaler est l'antiquité attribuée par Lindau aux *Hemiasci*, puisqu'il leur rattache le *Protomyces protogenes* (W. G. Smith) Meschinelli²⁾ trouvé dans les racines de *Lepidodendron* du houiller d'Angleterre.

La morphologie comparée avait conduit Zukal³⁾ presque en même temps que Brefeld à placer les *Monascus* et les *Thelebolus* sur le chemin qui conduit des Mucorinées aux Ascomycètes, mais à certains Ascomycètes seulement, car la valeur du sporocyste, par le fait même qu'elle peut être analogue chez des types aussi distincts que les *Mucor* et les Pézizes, perd de son importance systématique et paraît inférieure à celle de la structure de la fructification. Les Ascomycètes à stroma confondus jusqu'ici, soit avec les Pyrénomycètes, soit avec les Discomycètes, tireraient leur origine des Urédinées; les Ascomycètes dont les asques sont primitivement dispersés se rattacheraient aux *Gymnoascus*; les Mucorinées conduiraient seulement aux genres hyméniés. Ceci paraît un peu paradoxal, car les chaînons constitués par les *Monascus* du côté des Mucorinées, par les *Thelebolus* du côté des Pézizes ont des sporocystes isolés; mais Zukal a remarqué la parenté des *Thelebolus* avec les *Ascozonus* et autres *Ascobolées*, opinion que semblent confirmer les recherches cytologiques récentes. D'autre part il admet l'opinion de Van Tieghem sur la parenté des *Monascus* et des *Mucor* et celle de Brefeld sur les connexions des *Monascus* avec les *Thelebolus*. Si ingénieux que soient ces rapprochements, ils étaient loin d'entraîner l'évidence. On a demandé à la fine structure de confirmer les vues de Brefeld et de cette épreuve le groupe des *Hemiasci* est sorti bien amoindri, sinon définitivement désarmé.

Le groupe des *Hemiasci*, intermédiaire aux Mucorinées et aux Ascomycètes, tel que le concevait Brefeld, a perdu la plupart de ses représentants qui sont: soit des Ascomycètes, soit des Phycomycètes, soit des Champignons d'affinités douteuses, sauf sur ce point qu'ils ne sont pas des Ascomycètes.

P. Hennings, Lindner, Neger dans un ouvrage systématique récemment commencé⁴⁾ ne retiennent dans cet ordre, et encore à titre provisoire, que les genres *Protomyces*, *Endogone*, *Thelebolus*. Les *Protomyces* sont à retrancher comme nous l'avons vu à

¹⁾ Lafar, Handbuch der technischen Mykologie, I, 1904, Jena, Fischer.

²⁾ Fungorum fossilium omnium hucusque cognitorum iconographia, Vicenza 1898.

³⁾ Sitz.-Ber. k. Akad. Wiss. Wien, XCVIII, 1889. — Ber. deut. botan. Gesellsch., VIII, 1890.

⁴⁾ Kryptogamen-Flora der Mark Brandenburg, 1905.

propos de l'organogénie. Les *Endogone* ne s'y maintiennent qu'à la faveur de l'obscurité qui règne sur leur histoire.

Restait le genre *Thelebolus* considéré par Brefeld comme le plus précieux jalon du passage des Zygomycètes aux Ascomycètes. Les découvertes simultanées de G. Ramlow¹⁾ et de Dangeard²⁾ établissent décidément que le *Thelebolus stercoreus* n'a aucun caractère de Phycomycètes. D'après Ramlow, la concordance avec les Ascomycètes se poursuit dans le développement.

Chaque asque provient d'un carpogone d'où partent des filaments couvrants. La cellule basilaire comparée par Brefeld à un pédicelle fructifère de Mucorinée n'existe pas. Dangeard constate la caryogamie au début du développement du sporocyste auquel il n'est pas possible de refuser la valeur d'asque en présence du résultat concordant de toutes les observations. Ramlow, comme M^{lle} Popta, considère le groupe de Brefeld comme définitivement effondré.

Dangeard³⁾ est venu relever de ses ruines le groupe des Hemiasci ou du moins en sauver le nom.

Mais la conception de Dangeard est diamétralement opposée à celle de Brefeld. Le sporocyste offrait aux yeux de Brefeld les caractères dominateurs démontrant les affinités des Zygomycètes et des Ascomycètes par l'intermédiaire des Hemiasci. Le sporocyste n'a aucune valeur aux yeux de Dangeard pour marquer le degré de parenté des divers groupes de Champignons, car, sous ses diverses variantes c'est toujours l'organe fondamental transmis aux Champignons originels par les Monadinées.

Les Hemiasci de Dangeard sont définis par les organes sexuels ou plutôt par l'absence d'organes sexuels. On ne leur connaît ni les gamétocystes des Phycomycètes, ni l'endocaryogamie des Champignons supérieurs. Il semblerait que de ces données négatives on ne pût tirer que des conclusions négatives au point de vue de la parenté des Hemiasci et qu'on dût avouer que la sexualité ne nous apprend rien sur leurs affinités. Dangeard en décide autrement. Les Hemiasci à son avis ne touchent ni aux Mucorinées, ni aux Ascomycètes; ils ont une souche distincte au niveau des Chytridinées les plus reculées qui n'avaient pas encore d'organes sexuels à transmettre. C'est aller chercher bien loin l'explication d'un caractère négatif qui peut être l'effet d'une régression et qu'il est plus sage de laisser inexpliqué. Cette obsession de la sexualité fait méconnaître des caractères différentiels très nets chez les Champignons confondus par Dangeard sous le nom d'Hemiasci.

¹⁾ Botanische Zeitung, LXIV, 1. Abt., 1906.

²⁾ Le Botaniste, 9^e série, 1906.

³⁾ loc. cit., 1906.

Aux *Ascoidea*, *Protomyces* et *Taphridium*, dont les sacs sporifères débutent avec des noyaux multiples et forment un nombre indéfini de spores avec ou sans épiplasma, Dangeard ajoute le nouveau genre *Protascus*¹⁾ représenté par un parasite des Anguillules, le *Protascus subuliformis*. Le Champignon tout entier se transforme en sac sporifère; mais ce sac débute avec un noyau unique. A la maturité c'est un sporocyste dont la régularité et la complication font songer à des Ascomycètes élevés tels que les *Podospora*. Les spores, au nombre de 8, 16 ou 32, enveloppent chacune un noyau; elles ont une forme et une orientation définies; elles sont expulsées grâce au gonflement d'une matière intersporaire. Cet ensemble de caractères réels qui établit la concordance entre les organes reproducteurs du *Protascus* et le sporocyste défini des Ascomycètes, qui les oppose, au contraire, aux sporocystes indéfinis des *Taphridium*, des *Protomyces* et des *Ascoidea* doit-il être considéré comme effacé par l'absence d'un caractère unique: la caryogamie? Ce serait, croyons-nous, méconnaître les principes essentiels de la classification naturelle.

Si les sporocystes n'ont pas réalisé les espérances de Brefeld et n'ont pas suffi à démontrer la filiation des Champignons munis d'entospores immobiles, ils n'en ont pas moins une très grande valeur systématique, qui sera d'autant mieux appréciée qu'on la comparera à celle d'un plus grand nombre de caractères différents. Brefeld leur avait témoigné une confiance trop exclusive; Dangeard est tombé dans l'excès contraire. Le nom d'*Hemiasci* restera dans l'histoire de la science comme l'expression commune de deux tendances opposées, car les extrêmes se touchent; mais il ne désigne plus désormais aucun groupe régulièrement caractérisé.

Aujourd'hui comme au temps de Lévillé nous ne connaissons pas de transition entre le sporocyste des Mucorinées et l'asque. Sont-ils également des transformations du zoocyste des Chytridinées ou des Monadinées? L'asque provient-il des zoocystes de Péronosporées? Nous n'en savons rien.

Il faut nous consoler en reconnaissant que les caractères micrographiques délicats ont fortifié les groupes depuis longtemps reconnus. Chez les Mucorinées essentiellement cénocytiques, le sac sporifère est plurinucléé dès le début. Chez les Ascomycètes, l'asque et l'ascospore ont été considérés comme un organe reproducteur d'un type à part, moins en raison de leurs caractères histologiques propres, qu'en raison de l'habitus spécial du groupe où on les observe. L'asque n'a pris d'importance systématique que parce qu'on le trouvait constamment chez les Discomycètes et les Pyrénomycètes circonscrits par Fries d'après l'aspect macroscopique. Les caractères de structure proto-

¹⁾ C. R. Acad. Sc. Paris, t. CXXXVI, 1903; et Le Botaniciste, 9^e série, 1906.

plasmique, la formation endogène au sens de de Bary et Harper, la division simultanée des noyaux provenant d'un noyau unique, la caryogamie préalable de Dangeard coïncident avec la forme définie de l'asque qui a suffi à édifier le groupe des Ascomycètes. Dans certains cas difficiles où l'un ou l'autre de ces caractères s'obscurcit ou fait défaut, nous serons plutôt portés à reconnaître l'asque parce qu'il appartient à un Ascomycète qu'à reconnaître l'Ascomycète parce qu'il a un asque. Linné disait avec sagesse: „*Ipsi systematici saepius deflexerunt, ubi habitus recta duxerat.*“ Est-il besoin de regarder les dents pour distinguer le carnassier de l'herbivore? L'habitus suffit. Ajoutons que l'habitus, résultante d'une foule de propriétés, n'est jamais négligeable, lors même qu'on dispose d'un caractère précis et relativement fixe tel que celui de l'asque.

V.

La morphologie comparée, l'habitus de Linné, les airs de parenté sont en défaut en présence de Champignons d'une extrême simplicité, comme c'est le cas pour les Levures. Les affinités nous sont alors inconnues tant qu'une connaissance complète de l'ontogénie ne nous permet pas de rattacher ces végétations amorphes à des formes mieux définies.

La majorité des auteurs, depuis de Bary, faisait des Saccharomycètes un type inférieur d'Ascomycètes ayant des asques aussi simples que l'appareil végétatif et formés aux dépens de globules plus ou moins dissociés.

Brefeld, au contraire, croyait que les Levures alcooliques sont des formes conidiennes d'Ascomycètes, susceptibles de reprendre la forme sporangiale (sporocyste inférieur) dont la conidie est, à son avis, une simple modification.

Dans les deux théories l'asque est envisagé comme l'organe essentiel de la fonction reproductrice centralisée, occupant une place définie dans l'ontogénie. Dans l'une comme dans l'autre il n'y a pas deux sortes d'asques chez une même espèce. Dans la théorie classique le sac entosporé des *Saccharomyces* est un asque, parce qu'il est l'unique organe reproducteur; dans la théorie de Brefeld, il n'est pas un asque, parce qu'il ne représente qu'un organe reproducteur accessoire.

On a fait appel à la caryologie pour trancher le différend. Janssens et Leblanc¹⁾ ont cru trouver la caryogamie au début de la formation des sporocystes; mais Wager²⁾ a montré que les

¹⁾ La cellule, XIV, 1898.

²⁾ Annals of Botany, XII, 1898.

auteurs belges avaient été le jouet d'une illusion. Guilliermond¹⁾, quoique partisan de la théorie classique, lui a porté une grave atteinte en montrant que chez certaines Levures, la caryogamie, loin de préparer la formation des spores, s'effectuait à leur germination. D'ailleurs dans ce cas il s'agit d'exocaryogamie et non d'endocaryogamie comme au début de la formation des asques. Aussi Guilliermond compare-t-il la fusion des noyaux des Levures à la conjugaison des *Schizosaccharomyces* et des *Zygosaccharomyces* qui ressemblent aux Levures par leur mode de végétation. Cette conjugaison rappelle plutôt la fusion harpérienne que la fusion dangeardienne.

Le critérium de Dangeard fait donc défaut dans le cas embarrassant des Levures. Ce n'est pas une raison suffisante pour conclure que les sacs sporophores ne sont pas des asques, puisque la reproduction et la sexualité sont des actes biologiques distincts, malgré leur association fréquente.

Les caractères intrinsèques du sporocyste ne sont pas plus démonstratifs. La cytologie étudiée par Zalewsky²⁾, Raum³⁾, Wager⁴⁾ et surtout par Guilliermond⁵⁾ a montré que les spores abandonnent d'abord un épiplasma abondant; mais à la maturité elles ont tout absorbé et se sont gonflées de manière à occuper toute la cavité de la vésicule. Si l'on peut admettre que le sporocyste est d'abord endogène au sens d'Harper, la destinée de l'épiplasma réglée par les spores montre que ce caractère est fugace et de valeur douteuse.

L'ontogénie éclairée par la méthode des cultures pures a fourni récemment des documents favorables à la théorie de Brefeld, là où les recherches caryologiques s'étaient montrées aussi insuffisantes que la morphologie comparée.

On savait dès longtemps que divers Eumycètes (Ascomycètes, Basidiomycètes, Ustilaginées surtout) soumis à certaines conditions écologiques, végètent d'une façon plus ou moins persistante sous forme de globules bourgeonnants qui ne se distinguent pas des Levures; mais on était convaincu que ces globules ne forment pas d'entospores et l'on attribuait à des mélanges avec des *Saccharomyces* l'apparition éventuelle de sacs entosporés dans les cultures.

Jørgensen⁶⁾ avait réussi à obtenir une Levure elliptique en soumettant un *Dematium* du raisin à une série d'influences culturelles

¹⁾ Recherches cytologiques sur les Levures, Lyon 1902. — Revue gén. de Botan., XVII, 1905, etc.

²⁾ Bull. Ac. Sc. Cracovie, XIII, 1885.

³⁾ Zeitschrift f. Hyg., X, 1891.

⁴⁾ Annals of Botany, XII, 1898.

⁵⁾ loc. cit.

⁶⁾ Revue mycologique, XIII, 1896.

qui font disparaître successivement les formes filamenteuses. La Levure diffère des globales qui bourgeonnent directement aux dépens des formes mycéliennes; elle apparaît brusquement par germination de spores nées à l'intérieur des articles de *Dematium*. La Levure elliptique née par une sorte de mutation est fixée d'emblée et ne régénère pas les formes originelles. Les entospires qui apparaissent dans des conditions aussi spéciales entre le *Dematium* et la Levure n'ont rien de précis dans leur nombre ni leurs dimensions. On peut également hésiter à les rapporter aux ascospores typiques et aux spores de Levure. L'observation de Jörgensen a été contestée, notamment par Klöcker et Schiønning.¹⁾ Des expériences aussi compliquées ne sont pas à l'abri de certaines causes d'erreur et manquent de contre-épreuve, puisque la Levure n'a pu faire retour aux *Dematium*. La place systématique de ces derniers est d'ailleurs pleine d'incertitude. Quel que soit l'intérêt des expériences de Jörgensen, elles jettent peu de lumière sur l'homologie des sacs entosporés des Levures avec les asques.

Viala et Pacottet²⁾ se sont mis à l'abri des causes d'erreur si souvent exploitées, non sans motif, contre les descriptions analogues. En partant du *Gnomonia veneta* dont les périthèces et les asques hautement différenciés ont été bien décrits par Klebahn³⁾, ils obtiennent des Levures sporulées. Ils avaient obtenu de semblables résultats avec le *Sphacaeloma ampelinum* de Bary, dont ils font le nouveau genre *Manginia* en raison de son polymorphisme. Ce dernier se rattache aux Pyrénomycètes par ses pycnides, bien que les périthèces soient encore inconnus: ce qui ne permettait guère d'envisager les globules sporulés comme leur fructification supérieure. Ce qui était d'une extrême probabilité pour le *Sphacaeloma* devient une certitude avec le *Gnomonia veneta* du Platane. Les expériences de Viala et Pacottet ont été conduites avec les plus grandes précautions et répétées à plusieurs reprises. La contre-épreuve a réussi: les spores de Levure ont fourni les végétations filamenteuses et les fructifications compliquées. Il ne s'agit pas de Levures banales souillant les cultures, mais de formes spéciales à chacune des espèces expérimentées.

En présence de ces faits, j'ai exprimé⁴⁾ l'opinion que les Saccharomycètes ne constituent pas un groupe à part, isolé dans les bas-fonds de la classe des Ascomycètes, que l'on n'est pas en droit de considérer comme des asques leurs organes reproducteurs identiques aux sporocystes que l'ontogénie oppose aux asques chez le *Gnomonia veneta*.

¹⁾ Centralbl. f. Bakter. u. Par., 1895.

²⁾ C. R. Ac. Sc. Paris, CXLII, 1906. — Ann. Institut nat. Agron., V, 1906.

³⁾ Jahrb. wiss. Botanik, XLI, 1904.

⁴⁾ Revue gén. des Sc. pures et appliquées, XVII, 1906.

Les Levures sporulées de *Gnomonia* et de *Manginia* dérivent de Pyrénomycètes: nous le savons. Les Levures industrielles proviennent-elles d'Ustilaginées comme le croyait Brefeld, ou d'autres Champignons filamenteux? Sont-elles formées d'un mélange de formes primitives et de formes simplifiées? Nous l'ignorons. Lindau¹⁾ exprime une opinion analogue. A son avis, nous pouvons considérer la sporulation de certaines Levures, soit comme un type de simplicité primitive, soit comme un type réduit de la formation des asques. Les expériences de Viala et Pacottet permettent d'aller plus loin et de douter de leurs affinités avec les asques. Cette conclusion heurte des idées depuis longtemps acceptées; elle est attaquée par Guilliermond. La controverse porte sur les théories, non sur les faits. Les convictions ne se discutent pas.

VI.

La formation des spores internes de Levures n'est probablement que la régularisation d'un phénomène qui s'observe accidentellement chez les Champignons les plus divers. Quand la végétation se ralentit dans un tube mycélien ou dans des articles préalablement renflés, le protoplasme se rétracte, se sépare de la membrane et, fragmenté ou non, se revêt de membranes nouvelles, abandonne un résidu plus ou moins abondant et prend l'aspect de spores internes. Les corps sporiformes sont tantôt inégaux et sans forme déterminée, tantôt réguliers, par exemple dans les organes décrits par Viala et Pacottet²⁾ sous le nom de kystes chez les *Manginia* et les *Gnomonia*. Ces entosporos néogénétiques n'ont qu'une faible valeur systématique.

Des sacs entosporés rapportés aux asques ou aux hémiasques pourraient avoir la même origine secondaire. Telles sont par exemple les fructifications décrites par Van Tieghem³⁾ chez les *Oleina*, par Borzi⁴⁾ chez les *Eremothecium* et *Bargellinia*, par Ludwig⁵⁾ chez les *Protomyces*, par Krüger⁶⁾ chez les *Prototheca*.

La distinction est plus épineuse encore quand la rétraction du protoplasme est faible comme dans les baguettes sporifères des Mucorinées de la série des Céphalidées, dans les renflements monosporés des *Chaetocladium*, *Cunninghamella*, *Rhopalomyces*, *Eldocephalum*, etc. La membrane est-elle unique et stratifiée? Les spores ont-elles une

¹⁾ Lafar, Handbuch der technischen Mykologie, I, 1904, Jena, Fischer.

²⁾ loc. cit., et Revue de Viticulture, 1905.

³⁾ Journal de Botanique, I, 1887.

⁴⁾ Nuovo Giornale botan. ital., 1888. — Malpighia, II, 1888.

⁵⁾ loc. cit.

⁶⁾ loc. cit.

membrane propre distincte de la membrane qui les revêt? Les connexions réciproques des couches membraneuses se prêtent aux deux interprétations.

La morphologie comparée donne souvent des présomptions en faveur de l'une d'elles; mais ses données sont appréciées diversement. Van Tieghem et Le Monnier¹⁾ tiennent pour endogènes les spores de *Piptocephalis* et de *Chaetocladium*. Brefeld²⁾, tout en admettant une semblable origine, pense qu'il s'agit d'un type conidien réalisé aux dépens des sporocystes primitifs. Avant que R. Thaxter³⁾ eût décrit des spores libres dans la gaine persistante et accrescente du *Syncephalastrum racemosum*, Mangin⁴⁾ avait fait appel aux réactions microchimiques. Ces procédés de précision établissent un frappant contraste entre la membrane spéciale à chaque spore et la gaine superficielle de la baguette. C'est, aux yeux de Mangin, une éclatante confirmation de la théorie de Van Tieghem et Le Monnier.

La différenciation chimique n'est pas, à elle seule, à défaut des données concordantes de la morphologie comparée, une preuve suffisante de l'origine distincte de deux membranes. Elle peut résulter des conditions différentes dans lesquelles se développent les couches externes et les couches internes d'une membrane unique, formées successivement par un même protoplasme.

VII.

Si la microchimie n'a pas dissipé toutes les incertitudes qui planent sur la valeur systématique des chlamydospores, elle montre du moins qu'on a confondu sous ce nom des organes très différents.

Pour Brefeld⁵⁾ la chlamydospore est toujours une fructification accessoire provenant d'une transformation récente du mycélium. Klebs⁶⁾, Bachmann⁷⁾ constatent son apparition liée à des conditions de milieu bien déterminées. Van Tieghem⁸⁾ distingue chez les Mucorinées: 1° les chlamydospores proprement dites, intercalaires, à double membrane, 2° les fragments mycéliens appelés depuis ferment sphérique bien que la fonction zymogène soit indépendante de cette forme d'après Wehmer, 3° les stylospores terminales, à membrane

¹⁾ Ann. Sc. nat. Bot., 5^e série, XVII, 1873.

²⁾ Botanische Unters., I, 1872.

³⁾ Botanical Gazette, XXIV, 1897.

⁴⁾ Journal de Botanique, Paris, XIII, 1899.

⁵⁾ Untersuch., VIII, 1889.

⁶⁾ Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen, Jena 1896.

⁷⁾ Jahrb. wiss. Botanik, XXXIV, 1900.

⁸⁾ Ann. Sc. nat., Bot., 6^e série, I, 1875.

unique parfois compliquée, nommées par Zopf Stielgemmen (stylogemmes). D'après la microchimie, Mangin pense que les stylospores se rapprochent plutôt des kystes mycéliens (qu'il nomme pseudospores) que des chlamydo-spores, car leur membrane offre les réactions des tubes mycéliens, tandis que la membrane propre des chlamydo-spores participe de la nature des spores et présente une autre constitution que la membrane du filament qui les revêt. Les chlamydo-spores seraient donc, chez les Mucorinées, des sporocystes monospores.

Mangin essaie d'appliquer cette indication microchimique à des chlamydo-spores appartenant à des Champignons cloisonnés d'affinité inconnue. Dans une remarquable étude sur la phthiriose de la Vigne, Mangin et Viala¹⁾ décrivent un nouveau groupe des Bornétinées, qu'ils rangent provisoirement entre les Basidiomycètes et les Ustilaginées. Le *Bornetina Corium*, type unique de ce groupe, présente les boucles des Basidiomycètes. Ses affinités avec les Ustilaginées sont fondées principalement sur la constitution microchimique des chlamydo-spores, endogènes dans le même sens que celles des Mucorinées et de divers *Ustilago*, et dont la couche interne (membrane propre) ressemble à celle des spores charbonneuses.

On ne saurait méconnaître la grande ressemblance de ces chlamydo-spores avec celles des *Nyctalis*, des Polyporées, des *Hypomyces*, où leur place accessoire dans l'ontogénie justifie pleinement l'opinion de Brefeld.

Les chlamydo-spores sont des éléments quelconques à végétation ralentie plutôt que des fructifications, des organes de conservation plutôt que des organes de reproduction. On les trouve partout, dans le thalle, dans les pédicelles et même les sporocystes des Mucorinées, dans les basides des *Oligoporus* et des *Nyctalis*. Notons que la membrane subit des modifications analogues, même dans les filaments. Les Dématiées sont, en quelque sorte, des Mucédinées à filaments chlamydés. Cette différenciation n'est évidemment pas un indice suffisant des affinités; les Dématiées sont un groupe empirique commode à distinguer, non une unité phylogénétique.

L'existence des chlamydo-spores, tout en représentant une adaptation récente, maintes fois provoquée par les circonstances, se maintient dans des groupes étendus, principalement quand elle est fixée par son association avec les manifestations primaires ou secondaires de la sexualité.

Les zygo-spores et les azygo-spores des Mucorinées sont physiologiquement des chlamydo-spores. Leur membrane stratifiée se compose de plusieurs couches que l'on cherche vainement à partager entre les cénogamètes et les cénozygotes. La couche charbonneuse par exemple

¹⁾ Revue de Viticulture, 1903.

est parfois ébauchée avant la résorption de la membrane mitoyenne, souvent achevée avant l'achèvement de l'acte sexuel. C'est ce que m'a montré¹⁾ le développement de la membrane des zygosporos et des azygosporos.

Chez les Urédinées où la reproduction se fait par des basides cloisonnées, chez les Ustilaginées où elle est plus diffuse, l'endocaryogamie se fixe habituellement, non dans la baside ou son équivalent, mais dans les chlamydosporos (téleutospores ou spores charbonneuses) que Van Tieghem nomme probasides, parce que la période de repos qui s'accomplit en elles paraît être le prélude de la formation des organes reproducteurs.

On a cherché aussi une homologie entre la téleutospore des Urédinées et l'asque. De Bary avait remarqué que les cellules d'une téleutospore composée ont des endospores propres dans une exospore commune. Il donne à chacune de ces cellules le nom de mérispore et à l'ensemble celui de Sporenkörper. Dietel²⁾ s'en tient à la terminologie de de Bary.

Bessey³⁾ traduit plus explicitement la ressemblance morphologique de la téleutospore avec l'asque en l'appelant télétoasque. Il voit dans les Champignons des rouilles des Ascomycètes modifiés par le parasitisme. Cette opinion ne repose que sur une analogie superficielle. La formation dite endogène des spores n'est qu'apparente; de Bary en fait la remarque dès 1866. „Dans les séries brunes de téleutospores de *Phragmidium*, dit-il, j'ai d'abord admis une formation cellulaire libre, abusé que j'étais par l'épaisse membrane mucilagineuse de la cellule-mère. Hoffmann a reproduit cette opinion; en réalité la séparation des spores débute par des cloisons au sommet de la cellule-mère et progresse de là jusqu'à la base.“ Le nombre des chromosomes, la caryogamie qui s'effectue dans chaque cellule diffèrent de ce qu'on observe chez les Ascomycètes. L'affinité de la téléutospore et de l'asque est donc peu probable. La téléutospore rentre dans la catégorie banale des chlamydosporos, simple adaptation du thalle à la résistance aux conditions défavorables. Elle doit sa grande valeur systématique à la combinaison secondaire de l'enkystement avec la fusion dangeardienne.

Les Ustilaginées réalisent des conditions analogues. C'est ce qui donne une certaine valeur au groupe des Chlamydomycètes d'Arth. Meyer.⁴⁾

Cette valeur n'apparaît qu'autant que nous connaissons l'ontogénie du Champignon considéré. Comme tous les caractères néogénétiques,

¹⁾ Bull. Soc. Sc. Nancy, 3^e série, IV, 1903. — Annales mycologie, II, 1904.

²⁾ Engler-Prantl, Pflanzen-Fam., I.

³⁾ American Naturalist, XXVIII, 1894.

⁴⁾ Botan. Zeitung, LX, 1902.

la structure des chlamydospores et même leurs conditions d'apparition reproduisent l'apparence des Ustilaginées dans des espèces qui ont des affinités définies avec des Champignons différents. Tels sont les *Ustilaginoidea*, que Brefeld¹⁾ a pu rattacher aux Ascomycètes (Hypocréacées), bien que leurs analogies avec les Ustilaginées, notamment leurs spores charbonneuses, les eussent fait placer dans le genre *Tilletia* par Patouillard et dans le genre *Ustilago* (*U. virens*) par Cooke, ainsi que l'a remarqué Takahashi.²⁾

On ne confondra pas avec les spores internes les conidies dont la membrane se gonfle ou se liquéfie secondairement dans sa portion superficielle de manière à former une sorte de sac renflé ou allongé. Tels sont les *Aerostalagnus*, *Gliocladium*, *Gliocephalis* de Matruchot³⁾, *Gliomastix* de Guéguen.⁴⁾

Ces divers clivages de la membrane plus ou moins différenciée physiquement ou chimiquement montrent qu'il y a des passages entre les types entosporé et ectosporé; mais la variété des conditions dans lesquelles ils se réalisent impose la plus grande réserve dans l'application de ces données à la systématique, surtout quand on est insuffisamment renseigné sur l'organogénie des sporophores et sur l'ontogénie de l'espèce.

Chapitre XIII.

Spores externes.

Les spores externes sont encore plus variées que les spores internes et plus souvent encore représentées par plusieurs formes diverses dans la même espèce. Il est souvent difficile de décider si l'une d'elles appartient à la fructification principale. La simple organographie avait suffi à Lévillé pour opposer la baside des Hyménomycètes aux spores externes, groupées chez les Clinosporées, diffuses chez les Trichosporées et pour y voir le caractère dominateur de la classe la plus élevée des Champignons, la classe des Basidiosporées. Brefeld attache la même importance à l'organographie; mais il cherche en outre les origines phylogénétiques de la baside et se propose de les déterminer par la morphologie comparée, d'après les principes qui l'ont conduit à tracer l'évolution des spores internes aboutissant à l'asque.

¹⁾ Botan. Centralblatt, LXV, 1896.

²⁾ Botanical Magazine, Tokio, X, 1896.

³⁾ Bull. Soc. mycol. Fr., XV, 1899.

⁴⁾ Bull. Soc. mycol. Fr., XXI, 1905.

I.

Brefeld met à part les spores assimilables à de simples boutures du thalle, chlamydospores etc. Les vraies spores externes sont pour lui des sporocystes dont le contenu reste indivis. On pourrait donc s'attendre à voir des spores externes apparaître indépendamment par transformation de sporocystes diversement compliqués.

Le fait est bien connu chez les Péronosporées où de Bary¹⁾ a depuis longtemps assimilé les acrospores aux zoosporanges. Mais Brefeld²⁾ rattache aux Mucorinées la série ectosporée comme la série entosporée et construit une progression linéaire d'après la forme de plus en plus définie du sporophore et le nombre de plus en plus fixe des spores.

Les conidies des Chaetocladiées, dérivées du sporange des Mucorinées par l'intermédiaire des sporanges réduits des Thamniidiées, mènent d'une part aux Hémibasidiées ou Ustilaginées à conidies basidi-formes, d'autre part aux Basidiomycètes.

Les conidies qui coexistent avec les basides, surtout avec les basides cloisonnées qui caractérisent pour Brefeld la section inférieure des Protobasidiomycètes, sont envisagées comme des vestiges de la forme primitive survivant à côté de la forme supérieure.

Les spores externes ou conidies des Ascomycètes sont plus embarrassantes. On pourrait admettre que les sporanges de Mucorinées ont présenté simultanément la marche ascendante qui en fait des asques et la régression qui les ramène au niveau des conidies. Mais cette hypothèse répugne à Brefeld qui préfère rattacher les Ascomycètes aux Zygomycètes qui possèdent à la fois sporanges et conidies, c'est-à-dire aux Choanéphorées.

Qu'elles représentent la fructification supérieure ou qu'elles coexistent avec les basides ou les asques, les conidies sont pour Brefeld les homologues des basides elles-mêmes et les dérivés des sporocystes des Zygomycètes.

Ruhland fait aussi de la baside un conidiophore perfectionné. A. Möller³⁾ considère cette origine comme probable; mais à son avis ce perfectionnement a dû se réaliser bien des fois et il conteste la gradation proposée par Brefeld. Il ne conçoit pas qu'une Protobasidiée se transforme en Autobasidiée par la perte des cloisons.

Brefeld insiste sur les relations morphologiques entrevues par de Bary entre les Urédinées et les Basidiomycètes. Les spores variées qui assurent la dissémination et la conservation des Champi-

¹⁾ Ann. Sc. nat., Bot., 4^e série, XIII, 1860.

²⁾ Botan. Untersuchungen, I, 1872; — IV, 1881; — VIII, 1889.

³⁾ Bot. Mitt. aus den Tropen, 1895.

gnons des rouilles semblaient leur assigner une place à part dans la classification. Mais un organe longtemps négligé, parce qu'il se montrait pendant une période courte et rarement observée, parce qu'il semblait être un produit secondaire des téléospores hautement différenciées, le *promycélium*, prend la première place, du jour où le sagace morphologiste reconnaît en lui un sporophore défini à peu près semblable à celui des *Auricularia*. Les Urédinées sont désormais classées parmi les Basidiomycètes. Sans doute le sporophore n'est pas identique à celui des Hyménomycètes; mais le cloisonnement qui le caractérise marque sa place au voisinage des Auriculaires et des Trémelles. Brefeld réunit dans la sous-classe des Protobasidiomycètes, les Urédinées, les Auricularinées et les Trémellinées, tandis que les Basidiomycètes vrais prennent le nom d'Autobasidiomycètes.

Les Ustilaginées, réunies par de Bary aux Urédinées dans l'ordre des Hypodermées, en raison des caractères communs liés à la vie parasitaire, suivent la fortune de leurs anciennes alliées. Mais comme le promycélium issu des spores charbonneuses réalise un type manifestement mal fixé dans la forme, la disposition et le nombre des spores, Brefeld y voit un appareil reproducteur intermédiaire entre le conidiophore et la baside. Il fonde pour les Ustilaginées le groupe des *Hemibasidiï*, précurseur des Basidiomycètes.

Pour les Champignons à spores externes, comme pour les Champignons à spores internes, Brefeld nous fournit un tableau de formes logiquement enchaînées; mais la morphologie comparée ne suffit pas à éclairer les relations phylogénétiques. Le système de Brefeld est élégant et commode; il n'est pas l'expression de la phylogénie. La valeur attribuée à la conidie est de pure convention.

Les groupes des Hémibasidiées et des Protobasidiées ne sont pas plus le trait d'union généalogique entre les Zygomycètes et les Autobasidiomycètes que les Hemiasci ne relient les *Mucor* aux Pézizes.

II.

Van Tieghem¹⁾ ne discute pas les affinités des Basidiomycètes. Il propose une nouvelle classification de ce groupe en s'en tenant au point de vue strictement analytique. Etant donnée la baside, il n'admet pas de degrés dans la réalisation de ce type morphologique. Dès qu'une cellule-mère spéciale forme extérieurement des spores en nombre suffisamment déterminé, elle constitue une baside et tous les Champignons qui en sont pourvus sont des Basidiomycètes. Les Puccinies et les *Ustilago* sont admis à ce grade au même titre que les Agarics ou les Lycoperdons.

¹⁾ Journal de Botanique, VII, 1893.

Les grandes subdivisions de l'ordre sont fondées sur les caractères propres de la baside: en premier lieu la position des spores par rapport à la cellule-mère et en second lieu la structure continue ou cloisonnée de la baside. En conséquence les Basidiomycètes se partagent en Acrosporés et Pleurosporés. Chaque section comprend des Holobasidiés et des Phragmobasidiés.

C'est seulement à partir des ramifications de troisième ordre que Van Tieghem fait intervenir les organes qui servaient jadis à définir les Hypodermées, c'est-à-dire les téléutospores des Urédinées et les spores charbonneuses des Ustilaginées. Mais ces organes sont considérés, non pas en raison de leurs qualités propres et du rôle important qu'ils jouent dans la biologie des Champignons parasites, mais uniquement en raison de leurs connexions avec les basides. On y voit des précurseurs des basides, des probasides. Dans les Acrosporés holobasidiés, comme dans les Pleurosporés phragmobasidiés, un groupe Probasidié s'oppose aux Euthybasidiés chez qui la baside procède directement du thalle. Enfin, en tenant compte du groupement des basides dans des fructifications ouvertes ou closes et accessoirement (à titre exceptionnel, pour les Pleurosporés à phragmobasides probasidiés), du nombre plus ou moins déterminé des basides et des spores, on arrive à distinguer neuf familles dans l'ordre des Basidiomycètes.

Dans ce système, la baside est l'astre central autour duquel gravitent les probasides et les fruits basidiosporés. La baside prend ici la place prépondérante assignée, chez les plantes où la sexualité est connue, à l'œuf et aux organes qui ont pris rang dans le cortège qui précède, entoure ou suit l'œuf.

Les principes appliqués dans la classification de Van Tieghem ont pour conséquence d'éloigner les Tillégiées des Ustilagées pour les rapprocher des Agaricacées, de séparer par un grand intervalle les Auriculariées des Tremellées, les Tylostomées des Lycoperdacées. Il est donc évident que leur emploi ne suffit pas à résoudre le problème des affinités; mais il est non moins clair que Van Tieghem poursuivait un but tout différent. Il a trouvé dans la baside un organe dont la fixité ne le cède guère à celle de l'œuf. En construisant un système basé exclusivement sur les modalités de la baside et des organes connexes, il a réalisé une œuvre logique, une œuvre précise à l'abri des appréciations subjectives qui faussent trop souvent le raisonnement des biologistes et des phylogénistes.

Sur le terrain morphologique où Van Tieghem entend se tenir, il m'a semblé¹⁾ que les conidiophores variables des *Ustilago* et des *Tilletia* ne méritaient pas d'être placés sur le même rang que les

¹⁾ Journal de Botanique, VII, 1893.

basides à spores définies dans leur nombre et leur position. Sauf ce point où une retouche lui serait peut-être avantageuse, le tableau des Basidiomycètes est d'une clarté impeccable et d'une élégance toute mathématique.

Mais il n'est pas utilisable en pratique, car les déterminations se font à l'aide de caractères plus faciles à manier. Au point de vue théorique il ne fournit que des indications restreintes, souvent en désaccord avec des signes plus probables de parenté.

Notons pourtant, à côté de la description pure des caractères statiques, un essai d'utilisation de la morphogénie. La position définitive des spores sur la baside est rattachée au sens des divisions du noyau de la cellule initiale. Mais cette connexion n'est pas appuyée sur les faits. Van Tieghem n'invoquait sans doute le témoignage de la morphogénie que pour renforcer l'autorité de la morphographie et donner plus de poids à la division des Basidiomycètes en Acrosporés et Pleurosporés.

III.

L'organogénie avait déjà été appliquée à l'étude des spores externes par de Bary. Mais par suite de l'insuffisance de la technique, de Bary méconnaît la différence profonde qui sépare la baside de Lévillé des appareils portant les conidies de Fries. Tandis que l'asque envisagé comme une sorte d'organe de gestation, de reproduction endogène, est appelé cellule-mère, la baside devient la cellule-soeur des spores. Ce langage anthropomorphique masque une erreur dans un cas comme dans l'autre. Convaincu que la baside, après avoir formé des spores en chapelet par étranglements successifs, des spores isolées mais multiples par étranglement simultané, ou une spore unique, reste une cellule vivante au même titre que la spore, de Bary ne voyait pas de différence capitale entre la sporulation des Hyménomycètes et des Gastromycètes et celle des *Botrytis*, *Gonatobotrys* ou *Botryosporium*. C'est là l'origine, la justification apparente de cette étrange assimilation que de Bary fait entre le Champignon à chapeau et la forme conidienne du *Peziza Fuckeliana*.

Cette application prématurée de la morphogénie à la définition des organes reproducteurs a eu pour conséquence de confondre sous un même nom la baside des Basidiomycètes et certains organes de reproduction accessoires. Le nom de baside et, par une extension encore plus déplorable, celui de stérigmate sont appliqués aux dernières ramifications des sporophores des Hyphomycètes. Saccardo qui, dans le *Sylloge fungorum*, avait suivi l'usage devenu presque constant, sent la nécessité de restreindre l'emploi du mot baside; mais il le maintient

encore¹⁾ pour le support des *conidia* des Mélanconiacées et des *sporulae* des Sphaeropsidées.

L'organogénie mieux outillée est venue confirmer les vues de Lèveillé et déceler le caractère distinctif de la baside, depuis qu'elle a pu s'appuyer sur l'évolution nucléaire. Strasburger²⁾, Rosenvinge³⁾ montrent que le noyau de la baside se divise et que tous les noyaux secondaires émigrent dans les spores. Cette migration est plus ou moins tardive. Les noyaux avec l'abondant protoplasme aperçu par de Bary sont encore dans la baside quand la spore est déjà grosse et reliée par un col très fin au sporophore: c'est ce qui faisait croire que celui-ci devenait la cellule-sœur des spores. Ruhland⁴⁾ a saisi le passage des noyaux, chez l'*Hypophoma appendiculatum*, à travers des stérigmates dont le calibre n'excède pas $0,3 \mu$. Le travail de Rosenvinge m'inspira la remarque suivante.⁵⁾ „La baside, avant la naissance des stérigmates, se comporte comme un asque. Le noyau se segmente dans l'un comme dans l'autre. Seulement dans la baside les noyaux-filles, au lieu de s'individualiser sur place dans des ascospores, émigrent aussitôt dans de véritables conidies qui sont les basidiospores.“ La cytologie vient donner raison à Bulliard qui, en 1791, pensait que les vésicules appelées aujourd'hui basides étaient la matrice des graines de ces plantes. Au point de vue organogénique la baside est plus proche de l'asque que des conidiophores.

C. E. Bessey⁶⁾ considère l'asque et la baside comme morphologiquement équivalents. Il ne voit dans la position des spores qu'une différenciation secondaire.

Nous ne connaissons pas d'observations démontrant que les cellules secondaires ébauchées à l'intérieur de la baside par la division généralement redoublée du noyau soient susceptibles de s'organiser sur place en spores. On ne peut évidemment pas assimiler aux ascospores les chlamydospores que Brefeld⁷⁾ a suivies jusque dans l'intérieur de basides encore reconnaissables chez le *Nyctalis parasitica*, l'*Oligoporus farinosus*, etc.

Peut-être les Hypogés mériteraient-ils d'être étudiés au point de vue de la transformation possible du rudiment de baside en asque. Les ressemblances ne se bornent pas à la conformité extérieure qui avait conduit Fries à réunir parmi les Gastéromycètes les *Tuber*, les *Lycoperdon* et les *Lycogala*. Le parallélisme entre les formes asco-

¹⁾ Annales mycologici, II, 1904.

²⁾ Das botanische Praktikum, Jena 1884.

³⁾ Ann. Sc. nat., Bot., 7^e série, III, 1886.

⁴⁾ Botan. Zeitung, LIX, 1901.

⁵⁾ Assoc. franç. Avanc. Sc., Nancy 1886.

⁶⁾ loc. cit.

⁷⁾ Untersuchungen, VIII, 1889.

sporées et les formes basidiées se poursuit étroitement dans la structure si bien étudiée par Ed. Fischer¹⁾ et par Bucholtz.²⁾ Ce dernier retrouve chez le *Tuber excavatum* et l'*Hymenogaster decorus* les mêmes hyphes résinifères. Cette concordance est d'autant plus remarquable (comme le signale l'auteur), que les deux genres sont envisagés comme les termes extrêmes de deux séries parallèles ayant acquis, indépendamment selon Fischer, le même degré de complication. Enfin Mattiolo³⁾ signale chez les *Tuber* les boucles (Schnallenverbindungen) considérées comme spéciales aux Basidiomycètes.

Si nous considérons, d'autre part, que les conditions biologiques des Angiocarpes souterrains sont de nature à supprimer tous les avantages de la baside adaptée à la dissémination des spores par l'air, on conviendra qu'il y a lieu de poser cette question: certains asques ne sont-ils pas des basides transformées? L'avenir y répondra. Si la réponse est affirmative (ce que nous ne devons pas préjuger), cela ne prouvera pas que tous les Ascomycètes dérivent des Basidiomycètes ni à plus forte raison des Hypogés. Nous remarquerons une seule chose, c'est que la possibilité de poser une pareille question en se basant sur des indices multiples de parenté entre un Basidiomycète et un Ascomycète montre combien sont incertaines toutes les données actuelles sur la phylogénie des Champignons si variés groupés sous l'étendart de l'asque ou sous celui de la baside.

IV.

L'endocaryogamie ne doit entrer dans la définition de la baside, pas plus que dans celle de l'asque. Nous ne saurions l'invoquer en faveur de l'homologie des deux sortes de sporophores. Elle s'est localisée dans l'un aussi habituellement que dans l'autre pour des raisons analogues, par suite de la tendance des fonctions contraires à s'associer et à se compenser.

Dans les cas incertains l'endocaryogamie mérite d'être prise en considération pour augmenter la somme des probabilités. Elle a conduit Juel⁴⁾ à rattacher aux basides septées des Auricularinées les organes reproducteurs du *Stilbum vulgare* Tode, jusqu'alors confondu avec les Mucédinées fasciculées telles que les *Coremium*.

Le défaut d'endocaryogamie, comme les caractères négatifs en général, n'a qu'une importance relative. Tout en créant le genre

¹⁾ Ber. deut. bot. Gesellsch., XIV, 1896. — Rabenhorst, Krypt.-Flora. — Engler-Prantl, Pfl.-Fam.

²⁾ Ber. deut. bot. Ges., XV, 1897.

³⁾ Arch. ital. biol., IX, 1888.

⁴⁾ Bihang till Svenska Vet. Ac. Handl., 1898.

Godfrinia pour les *Hygrophorus* où la baside débute avec un noyau simple, Maire ¹⁾ n'hésite pas à en faire des Basidiomycètes. Il s'appuie sur le même caractère pour renvoyer le *Microstroma Juglandis* parmi les Hyphomycètes. Cette différence d'appréciation s'explique facilement si l'on considère que, par tous les caractères de la fructification, les *Godfrinia* sont solidement implantés au milieu des Basidiomycètes, tandis que les *Microstroma* n'ont que de vagues ressemblances avec les *Exobasidium* qui sont eux-mêmes à la limite des Basidiomycètes: soit par une organisation inférieure qui rappelle à certains égards les Protobasidiomycètes, soit par une simplification d'origine parasitaire. Dans une communication récente, Maire ²⁾ insiste sur ce fait: que le *Microstroma* a une tête sporifère à membrane épaissie au sommet et des spores d'une forme inconnue chez les Basidiomycètes. C'est la concordance avec ces caractères positifs qui donne quelque poids à l'absence du phénomène sexuel, pour fixer la valeur de l'organe reproducteur. Toutefois le sporophore du *Microstroma* a le caractère défini et le mode de développement de la baside, puisque son noyau unique se divise régulièrement et donne 6 noyaux pour autant de spores.

L'*Exobasidium graminicolum* Bresad, l'*E. Brevieri* Boudier ³⁾ me semblent être dans la même position critique que les *Microstroma*.

V.

Juel ⁴⁾ le premier s'appuie sur l'évolution nucléaire pour définir la morphologie, l'ontogénie et la phylogénie des basides et des Basidiomycètes. La direction des fuseaux pendant les mitoses est considérée comme la cause de la position des spores utilisée par Van Tieghem. Resterait à savoir si cette direction n'est pas elle-même déterminée par la forme de la baside ou si c'est elle qui détermine cette forme. Juel adopte d'autre part les vues de Brefeld et considère les basides continues comme dérivées des basides cloisonnées. Il place à la base de la série les Pucciniées (Urédinées à promycélium) puis les Coleosporiées (Urédinées sans promycélium) auxquelles succèdent les Auricularinées. Ces groupes inférieurs ont les fuseaux longitudinaux c'est-à-dire parallèles à l'axe de la baside. Ce sont des *Stichobasidiae*. Mais les autres Protobasidiomycètes, ainsi que les Autobasidiomycètes de Brefeld, ont: tantôt les fuseaux longitudinaux des *Stichobasidiae*, tantôt les fuseaux transversaux, c'est-à-dire perpendiculaires à l'axe

¹⁾ Bull. Soc. mycol. France, XVIII, 1902.

²⁾ Société Sciences de Nancy, 15 mars 1906.

³⁾ Bull. Soc. mycol. France, XVI, 1900.

⁴⁾ Jahrb. f. wiss. Botanik, XXXII, 1898.

de la baside et généralement croisés qui caractérisent la section des *Chiastobasidiæ*.

La prépondérance accordée à la direction des fuseaux entraîne la dislocation des groupes à basides continues et des groupes à basides cloisonnées. La série initiale se termine par les Dacryomycetinae après avoir donné, au niveau des Auricularinae, deux rameaux d'importance inégale: le plus faible, encore Stichobasidié, comprend les Ecchynacées et les Tylostomacées, séparées des Gastromycètes.

Le rameau chiasobasidié débute avec les Tremellinae et s'élève aux Hyménomycètes par l'intermédiaire de l'intéressante famille des Tulasnellinae créée auparavant par Juel.¹⁾ Cette famille comprend le genre *Tulasnella* que Schroeter²⁾ avait formé d'une espèce décrite par Tulasne comme *Corticium incarnatum* Fr. et le genre *Mucipora* que Juel sépare des *Polyporus*. Elle a les basides continues des Autobasidiomycètes; mais les spores, dépourvues de stérigmates, germent sur place en filament conidifère comme celles des Protobasidiomycètes. L'hyménium a aussi la consistance gélatineuse de ce groupe.

Maire³⁾ s'est avancé beaucoup plus loin dans la voie ouverte par Juel. Il prend le même point de départ ou plutôt il ne remonte qu'aux Auriculariacées dont les Urédinées sont peut-être un rameau aberrant modifié par le parasitisme. Mais il découvre des connexions imprévues entre les Hyménomycètes et les Stichobasidiées. Les fuseaux sont longitudinaux ou tout au moins obliques dans six familles dont la morphologie externe atteint divers degrés de complication: dans les Exobasidiacées, formes parasites à hyménium disjoint, dans les Péniphoracées et les Phylactériacées extraites des Théléphorées, dans les Clavariacées, les Cantharellacées et les Hydncées. Ces six familles sont réunies dans l'ordre des **Cantharellinées**, dont la baside se montre inférieure par l'irrégularité du nombre des noyaux secondaires, des stérigmates et des spores, par l'apparition successive des stérigmates qui peuvent produire plusieurs générations de spores. Il est bien évident alors que le nombre des spores n'est pas réglé par des divisions réductionnelles envisagées comme conséquence ou condition nécessaire de la caryogamie.

Les Cantharellinées sont considérées par Maire comme les héritiers des Dacrymycetacées. Les Clavaires se rapprochent des *Calocera*; il n'y a pas de raison pour contester aux Cantharellinées à fuseaux obliques une place intermédiaire entre les Stichobasidiés et les Hyménomycètes qui sont les Chiastobasidiés supérieurs. L'isolement des Tylostomacées sur un rameau indépendant n'est plus justifié.

¹⁾ Bihang till. k. Svenska Vet. Ac. Handl., XXIII, 1897.

²⁾ Krypt.-Flora von Schlesien, 1889.

³⁾ Bull. Soc. mycol. France, XVIII, 1902.

D'autre part, Maire aperçoit au sein du groupe amorphe des *Corticium*, une espèce: le *Corticium comedens* (Nees) Fr., (*Thelephora comedens* Nees) différant si complètement des Théléphorées par sa structure, qu'il juge nécessaire d'en faire le type d'un genre, d'une famille et même d'une sous-classe, jusqu'ici monotype, des Autobasidiomycètes homobasidiés. Il la nomme *Vuilleminia comedens*.

Les Vuilleminiaceés sont chiasmobasidiées et leurs basides continues, à 4 spores, font songer d'abord aux Hyménomycètes supérieurs. Mais les basides énormes plongeant dans une gelée abondante où elles débutent par un renflement provisoire, où elles naissent sans ordre précis et en couche lâche, rappellent plutôt les Trémellinées. L'hyménium est irrégulier et Maire pense avoir sous les yeux le prototype des Hyméniés, intermédiaire entre les Tulasnellacées de Juel et les Hyménomycètes. C'est pour ce motif que la famille des Vuilleminiaceés forme les **Protohyméniés** considérés comme le degré initial conduisant aux **Euhyméniés**.

Les *Vuilleminia* de Maire forment évidemment un groupe nodal; mais on peut se demander si le type supérieur des basides n'est pas le caractère fondamental et si les dimensions de ces basides, l'irrégularité de l'hyménium, la caractère des spores à membrane mince, germant immédiatement en se cloisonnant parfois, ne sont pas l'effet de la gélification de la couche fertile et si cette gélification n'est pas un caractère secondaire, réalisé à divers niveaux de l'évolution, entraînant les mêmes caractères convergents dans l'habitus de la fructification et notamment de sa zone sporogène. Cette question ne me paraît pas actuellement soluble, bien que j'aie depuis longtemps¹⁾ insisté sur l'importance de la gélification des membranes des éléments de l'hyménium.

Les recherches de Maire montrent que les nouveaux termes de comparaison fournis par l'évolution des noyaux, loin de trancher la question de la phylogénie des Basidiomycètes, y ont révélé des complications imprévues, puisque les Hyménomycètes supérieurs sont rattachés avec autant de raison aux Cantharellinées stichobasidiées qu'aux Trémellinées chiasmobasidiées.

Il n'est pas bien certain que toutes les Trémellinées méritent ce titre. Les cloisons des *Tremella* ne sont pas méridiennes comme les limites des quartiers d'orange; elles sont plus ou moins obliques. A. Möller²⁾ a même vu, chez le *Tremella compacta*, des cloisons presque transversales et Juel prévoyait des transitions à ce niveau.

Les exceptions croissent avec le progrès de nos connaissances; l'imbroglgio devient inextricable. Peut-être est-il prudent de convenir

¹⁾ Journal de Botanique, VII, 1893.

²⁾ loc. cit.

que la valeur systématique de la direction des fuseaux nucléaires n'est pas encore exactement connue.

L'évolution des basides est indiquée, plus clairement peut-être, par leurs caractères extérieurs et par leurs connexions avec les autres parties de la fructification que par la structure profonde.

Leur physiologie, malgré la méfiance habituelle des systématiciens, mériterait aussi de guider les appréciations. Falck¹⁾ est d'avis qu'aucun groupe d'êtres n'a été jusqu'ici aussi mal compris au point de vue biologique que les Basidiomycètes. D'après ses expériences, les basides expulsent activement leurs spores et, chez les Hyménomycètes, les lancent dans des couloirs où elles sont entraînées par les courants d'air déterminés par la chaleur rayonnante de la fructification vers l'atmosphère ambiante. Le fruit des Basidiomycètes se perfectionne par adaptations anémophiles sans toucher à la constitution de la baside elle-même qui a acquis de bonne heure la structure conforme à sa fonction.

Les basides deviennent inconstantes chez les Gastromycètes où la protection exagérée supprime la fonction essentiellement aérophile, aussi bien que chez les Champignons gélatineux de consistance relativement humide. Chez ces derniers, on a de bonnes raisons de soutenir que l'état amphibie de ces appareils qui, comme les *Nostoc*, portent en eux leur milieu humide, est un vestige des conditions primitives de la vie aquatique. La structure des Gastromycètes au contraire est le plus souvent secondaire, bien qu'elle ait pu être acquise à des niveaux très divers de la phylogénie. N'est-ce pas pour des raisons essentiellement physiologiques (défaut d'usage de l'organisation anémophile), que le type désarmé de la baside se présente chez les Gastromycètes sous les aspects les plus divers? Ces raisons expliquent les spores latérales des *Tylostoma* sans qu'il soit nécessaire de les rapporter avec A. Möller à la transformation directe d'un conidiophore. Elles expliquent les spores en nombre variable des *Sclerogaster*, les spores successives chez les *Lycoperdon* et chez les *Hydnangium* où Istvánffi les signalait déjà en 1895, sessiles chez les *Scleroderma*, diffuses chez les *Calostoma*, réunies au sommet d'un stérigmate commun chez les *Geaster*. Dans ce dernier cas étudié par Maire, le passage des noyaux formés dans la baside vers les spores préformées au dehors rappelle le passage des ascospores à travers un ostiole étroit. Dans les précédents, les basidiospores passent à la simplicité et à l'indéfinition des conidies plus clairement que chez les *Microstroma*.

La cytologie n'a pas encore apporté ses lumières dans l'étude des Gastromycètes. Mais il est à craindre qu'elle ne dissipe pas toutes

¹⁾ Beiträge Biologie Pfl., IX, 1904.

les obscurités taxinomiques. Les conditions biologiques qui sont du ressort de procédés moins délicats, mais plus variés, nous en apprennent probablement davantage.

Quatrième partie.

La végétation.

Sommaire. — Ch. 14. Caractères végétatifs des organes reproducteurs. Accrescence, coloration des spores; différenciation des membranes. — Ch. 15. Différenciation des tissus et des régions. Histographie et histogénie. Anatomie des tubes vasiformes des hyméniums. Polyphylétisme des hyméniums. Types plecto-sporophorés primitifs et secondaires. — Stromas. — Fructifications linéaires. — Ch. 16. Caractères élémentaires des filaments mycéliens: caractères morphologiques, physiologiques, chimiques, cytologiques.

Chapitre XIV.

Caractères végétatifs des organes reproducteurs.

Malgré l'effort d'abstraction dépensé pour séparer de l'appareil végétatif les organes sexuels et les organes reproducteurs, il n'est pas possible d'établir entre eux une limite tranchée dans le temps ni dans l'espace. Bien plus, nous retrouvons dans les organes reproducteurs des qualités de nombre et de forme, de couleur et de structure qui ne leur sont pas propres, mais qui sont les caractères végétatifs de ces organes.

La spore elle-même continue souvent à végéter avant de passer à l'état de repos ou de se séparer du sporophore. Cette végétation combinée à la reproduction explique les caractères complexes qui ont toujours embarrassé les morphologistes. De Bary définissait la spore comme une cellule isolée, ce qui est généralement vrai. Le terme de spore septée ou pluricellulaire lui paraissait un nonsens; il lui substituait celui de Sporenkörper. Il admettait cependant une homologie entre les Sporenkörper des Ascomycètes et les ascospores. Ces Sporenkörper sont répandus dans tous les groupes, y compris les Hyménomycètes et les Gastromycètes où de Bary n'en connaissait point.

I.

L'étude des noyaux nous révèle chez plusieurs Basidiomycètes une multiplication de l'unité biologique constituant la spore. Dans ce groupe lui-même, on a trouvé des phénomènes imputables à cette végétation anticipée de la spore qui n'est pas une germination, et que nous appellerons accrescence de la spore. Wager¹⁾ avait constaté, dès 1892, que la spore mûre de *Stropharia stercoraria* contient 2 noyaux. Dans la plupart des Basidiomycètes étudiés par Maire²⁾, le noyau arrivé dans la spore s'y divise par une mitose semblable aux secondes mitoses de la baside. Il en est en général de même chez les Urédinées d'après Dangeard et Sappin-Trouffy, Poirault et Raciborski, Maire. Cette division ne remplace pas la troisième mitose habituelle dans l'asque et considérée par Harper comme une conséquence de la double fusion nucléaire qui la prépare parfois. Cette double fusion n'existe pas chez les Basidiomycètes. La troisième mitose a été observée par Maire chez l'*Endophyllum Sempervivi* où la caryogamie fait défaut. Les spores à double noyau sont signalées d'ailleurs aussi bien chez les Hyménomycètes à 2 stérigmates inventoriées par Horrell³⁾, que dans le cas le plus ordinaire où il y en a 4.

D'autre part les divisions se poursuivent parfois plus loin. Van Bambeke⁴⁾ compte jusqu'à 8 noyaux dans la basidiospore d'*Hydnangium carneum*. Dans cette même espèce, Ruhland⁵⁾ avait constaté que, par suite d'une réduction du nombre des stérigmates, une même spore reçoit de la baside 1, 2, 3, jusqu'à 4 noyaux. Alors la spore n'arrive plus à aucun moment à se fixer au stade de cellule uninucléée.

L'accélération du retour de la végétation est poussée plus loin chez les Basidiomycètes les plus simples, où la division s'accompagne d'un cloisonnement de la spore. Ce cloisonnement est signalé par Maire chez les Protohyméniés, par Brefeld chez les *Exobasidium* et les Protobasidiés.

Rappelons aussi la fréquence des spores secondaires et des globules bourgeonnants qui se forment plus ou moins immédiatement à la germination des basidiospores chez les Ustilaginées, Trémellinées, etc. On consultera avec fruit à ce sujet les travaux de

¹⁾ Annals of Botany, VI, 1892.

²⁾ loc. cit., 1902.

³⁾ J. Linn. Soc. London, XXXIII, 1897.

⁴⁾ Mém. Acad. Belgique, 1903.

⁵⁾ Botan. Zeitung, LIX, 1901.

Brefeld¹⁾, A. Möller²⁾ et surtout ceux de Patouillard³⁾, qui se fonde sur ce caractère pour diviser les Basidiomycètes en Hétérobasidiés et Homobasidiés.

L'accrescence de la spore est plus fréquente dans l'asque que sur la baside, l'ascospore restant plongée dans les matériaux nutritifs et n'ayant pas à subir le brusque changement de régime qui arrête les phénomènes végétatifs.

A côté des spores simples, uninucléées, qui s'observent chez la majorité des Ascomycètes, Guilliermond⁴⁾ observe une multiplication précoce des noyaux; on en voit 2—4 au centre de la spore chez le *Peziza venosa*, aux pôles chez les *Helvella* et *Acetabula*. D'après Maire⁵⁾ le nombre des noyaux s'élève à 8, exceptionnellement à 16 dans chaque spore de *Morchella*. Cette multiplication s'accompagne parfois de cloisonnement chez *Peltigera*, *Rhytisma*. J'ai observé aussi des cloisonnements tardifs dans les ascospores de *Dasycephala Willkommii*.

Le cloisonnement régulier devient la règle chez d'autres Hélotiées et Lindau l'emploie comme caractère distinctif des genres. Il devient plus précoce dans d'autres familles de Discomycètes et de Pyrénomycètes. Les spores sont alors régulièrement cloisonnées; mais ce cloisonnement n'est pas une propriété intrinsèque de l'ascospore. On n'est pas en droit de parler d'ascospores composées, ni même de Sporenkörper au sens de de Bary. Il s'agit de spores qui ont repris un développement végétatif anticipé, indépendant de leur origine et de leur qualité d'organes spécialement reproducteurs. Ces spores à cloisonnement précoce peuvent offrir une différenciation qui facilite leur expulsion et leur dissémination. Un dimorphisme, jusqu'ici inexpliqué, est signalé aussi entre les ascospores simples du *Bulgaria polymorpha* par Biffen.⁶⁾ Souvent toutes les cellules sont équivalentes. Ce cloisonnement des ascospores, indépendant de leur nature d'organes reproducteurs d'un type supérieur, se répète parfois d'une façon très analogue dans les conidies qui accompagnent les asques. Les ascospores et les conidies deviennent également dictyosporées chez les *Pleospora herbarum* et *vulgaris*, phragmosporées chez les *Pseudovalsa Betulae*, *Metasphaeria Thalictri*, didymosporées chez le *Didymosphaeria brunneola*. Elles restent au contraire également simples, de même forme et de mêmes dimensions chez l'*Ocellaria aurea* le *Calosphaeria minima* etc. Ces caractères concordants, dans lesquels on ne pouvait

¹⁾ Untersuchungen.

²⁾ Bot. Mitt. aus den Tropen, 1895.

³⁾ Les Hyménomycètes d'Europe, Paris 1887.

⁴⁾ Revue générale de Botanique, XVII, 1904.

⁵⁾ Bull. Soc. biolog., 1904. — Annales mycologici, III, 1905.

⁶⁾ Annals of Botany, 1901.

voir qu'une coïncidence tant que l'on envisageait le cloisonnement comme un caractère propre des spores, deviennent tout naturels dès que l'on s'aperçoit qu'ils sont indépendants de la valeur du sporophore lui-même.

Le retour anticipé de la végétation se manifeste d'une façon plus éclatante encore quand l'ascospore se morcelle en deux cellules semblables aux conidies chez l'*Hypocrea rufa* ou en innombrables corpuscules septés (*Baggea pachyasca*) ou entiers (*Biatorrella resinæ*) ou quand elle bourgeonne, à l'intérieur même de l'asque, des globules levuriformes très fins, semblables à ceux qui se détachent des appareils conidiens, par exemple chez les *Coryne prasinula*, *Tympanis Pinastri*, *Nectria inaurata* etc. Ces divers exemples empruntés généralement à Tulasne ou à Brefeld sont illustrés par Lindau dans les Pflanzen-Familien d'Engler et Prantl; je les ai empruntés à ce précieux répertoire auquel le lecteur pourra se reporter.

II.

La couleur des spores n'est pas liée à la reproduction. C'est donc à tort qu'elle en a partagé les privilèges taxinomiques. Elle dépend des phénomènes chimiques liés à la nutrition, dont les résidus s'accumulent d'une façon particulièrement apparente dans les spores. On peut y voir un caractère végétatif de l'élément reproducteur. Sans être négligeable, cette couleur fournit une base insuffisante aux grandes subdivisions d'un système naturel. Elle est toutefois d'un maniement si commode, qu'on doit savoir gré à Fries¹⁾ d'en avoir généralisé l'emploi déjà indiqué par Albertini et Schweinitz.

L. Quélet²⁾ en use si largement dans sa classification des Agarics qu'il semble même surenchérir sur Fries. Mais il ne s'illusionne pas sur la valeur systématique de ce caractère; il y voit un simple artifice aidant à débrouiller les nombreuses espèces. Il lui arrive même d'enfreindre la règle quand il inscrit, par exemple, parmi les *Phacospori* le nouveau genre *Dryophila* formé des sous-genres *Pholiota* et *Flammula* auxquels il adjoint, sous le nom de *Flammuloides* plusieurs *Hypholoma* à spores violettes.

Lloyd³⁾ partage les Agaricinées en 10 tribus sans tenir compte de la couleur des spores, rabaisée au niveau des caractères de genre. Patouillard⁴⁾ suivi par Maire⁵⁾ abandonne le caractère friésien

¹⁾ Systema mycologum, 1821—1829.

²⁾ Flore mycologique de la France et des pays limitrophes, Paris, Doin, 1888.

³⁾ Complication of the Volvae of the United States, Cincinnati 1898.

⁴⁾ Les Hyménomycètes d'Europe, Paris 1887. — Essai taxinomique sur les familles et les genres des Hyménomycètes, Lons-le-Saunier 1900.

⁵⁾ loc. cit., 1902.

pour définir les groupes élevés, mais démembre plusieurs genres d'après la couleur des spores. Les clefs dichotomiques à double entrée de Costantin et Dufour¹⁾ de Hennings²⁾ etc., montrent qu'on peut pratiquement s'en passer, même pour déterminer les Agarics.

Outre la couleur, divers produits de sécrétion observés dans l'asque et la baside par Guilliermond, Maire, etc., attestent l'intensité de la nutrition dans les organes reproducteurs. La systématique n'en tirera qu'un faible parti.

Il faudra sans doute attribuer à des phénomènes d'accrescence végétative des spores le développement très varié de leurs membranes. On s'expliquera ainsi les structures convergentes des spores chez des Champignons où leur développement est soumis aux mêmes conditions biologiques: par exemple chez les Hypogés où l'on retrouve les mêmes épaississements et la même ornementation, que les sporophores soient des basides ou des asques, qu'ils soient serrés en hyménium ou dispersés dans la trame.

Chez les Phycomycètes, la différenciation de la membrane des oospores présente une grande indépendance à l'égard de la sexualité qui la prépare (puisqu'elle est la même chez les parthénospores) aussi bien que de la reproduction qui la suit. Berlese³⁾ compare la prétendue exospore des Péronosporées à la *périnie* d'origine périplasmi-que décrite par Strasburger⁴⁾ chez les Ptéridophytes. C'est donc une formation végétative annexée à la spore. Berlese établit que cette périnie, malgré ses liens étroits avec le produit immédiat de la fécondation, a beaucoup moins de valeur systématique que les appareils conidiens, car on trouve des transitions chez une même espèce entre les périnies tuberculeuses et les périnies réticulées.

III.

Nous trouvons aussi une pénétration réciproque des fonctions végétatives et reproductrices, essentiellement distinctes, dans la différenciation des *pores germinatifs*. Comme les matières colorantes, ils représentent, par leur origine, le produit localisé d'une transformation chimique. Préparant d'avance la germination, ces pores indiquent l'influence anticipée de la végétation sur la structure de l'organe reproducteur.

¹⁾ Nouvelle Flore des Champignons, Paris 1891.

²⁾ Engler und Prantl, Pfl.-Fam., 1897.

³⁾ Jahrb. wiss. Bot., XXXI, 1898.

⁴⁾ Histologische Beiträge. — II. Ueber das Wachstum veget. Zellhäute. Jena 1889.

Ce caractère mixte a pris une grande importance dans la classification des Basidiomycètes. Patouillard¹⁾ avait signalé le pore germinatif, variable dans la série des Pholiotés, constant dans la série des Pratelles. Dans la classification de Maire²⁾ cette particularité entre dans la définition de deux tribus d'Agaricacées. La présence du pore germinatif, encore inconstante chez les Pholiotées, se régularise chez les Coprinées. La tribu des Coprinées ainsi comprise réunit des genres généralement séparés d'après la couleur des spores, tels que *Psalliota*, *Stropharia*, *Hypholoma*, *Coprinus*, *Leucocoprinus*.

Mais les pores germinatifs ne suffisent pas à démontrer les affinités. Ils ont une faible importance systématique chez les Urédinées, notamment dans les urédospores qui sont des organes accessoires de reproduction; leur nombre et leur position fournissent simplement des éléments de diagnose spécifique. Il en est de même des pores germinatifs des cystospores de quelques Mucorinées.

On peut rapprocher des pores germinatifs la zone équatoriale des *Roesleria*, *Penicillium*, *Aspergillus*, *Emericella*, *Onygena* etc. D'après Van Wisselingh³⁾ elle résulte, non pas d'une transformation de la membrane, mais du défaut d'apposition de la couche interne chitineuse. Dans l'ascospore d'*Eurotium herbariorum* (*Aspergillus glaucus*) par exemple, la chitine forme deux épaisissements lenticulaires, séparés par un anneau flexible. Ce caractère peut suggérer d'intéressantes comparaisons et mettre sur la voie d'affinités inconnues. Nous en dirons autant des spores en chapeau qui semblent avoir une origine analogue et dont l'aspect bien défini permet de prévoir des affinités entre les *Ascoidea*, l'*Endomyces decipiens* et les *Willia* séparés avec raison par Hansen⁴⁾ du groupe amorphe des Saccharomycètes. Les *Willia* ont été étudiés d'autre part par L. Steuber⁵⁾ et Zikes.⁶⁾ Hansen insiste aussi sur leurs connexions avec les *Pichia* où la même différenciation des membranes est moins apparente.

Les transformations chimiques locales qui préparent l'expulsion des entospores (matière intersporaire, pore éjaculateur, anneau amyloïde, opercule des asques) ou la désarticulation des ectospores sont encore des conséquences de la nutrition mises au service de la reproduction. On trouvera d'utiles indications à ce sujet dans les nombreuses publications consacrées à la chimie des membranes par L. Mangin, notamment dans son étude sur la désarticulation des conidies chez les Péronosporées.⁷⁾

¹⁾ loc. cit., 1900.

²⁾ loc. cit., 1902.

³⁾ Jahrb. wiss. Bot., XXXI, 1898.

⁴⁾ Centr. f. Bakter., 2. Abt., XII, 1904.

⁵⁾ Zeitschr. f. d. Ges. Brauwesen, XXIII, 1900.

⁶⁾ Centr. f. Bakter., 2. Abt., XVI, 1906.

⁷⁾ C. R. Ac. Sc. Paris, déc. 1890. — Bull. Soc. botan. France, XXXVIII, 1891.

IV.

Dès que nous nous écartons de la spore et du sporophore, la distinction entre l'appareil reproducteur et l'appareil végétatif devient arbitraire. La dénomination de fruit ou fructification, appliquée à la portion charnue des grands Champignons, est l'expression d'une convention commode et pratique, à la condition de ne lui attacher qu'un sens analogique.

C'est surtout à ses caractères végétatifs: à sa complication histologique variée, à sa régularité anatomique plus ou moins complète, que la fructification doit l'énorme importance systématique qu'on lui attribue. Rappelons que chez les Champignons ces complications n'ont pas de rapport fixe avec l'alternance des phases diploïde et haploïde, puisque les noyaux bivalents sont fugaces, et que les syncaryons au sens de Maire, dans le groupe où leur évolution est la plus nette, chez les Urédinées, font défaut dans l'organe histologiquement supérieur, le stroma écidien. Maire pense qu'il en est autrement chez les Basidiomycètes; mais chez les Ascomycètes nous n'avons aucun indice de l'intervention de noyaux bivalents ou de syncaryons dans la formation de la fructification supérieure. Overton¹⁾ en a fait encore récemment la remarque au sujet du *Thecotheus Pelletieri*.

La complication de la fructification est indépendante de celle des sporophores. Léveillé la fait intervenir au second rang dans sa classification. De Bary l'étudie avec la morphologie du thalle et non avec les organes reproducteurs. Brefeld remarque que la formation du fruit a fait son apparition indépendamment au sein des Ascomycètes et au sein des Basidiomycètes; c'est un caractère secondaire pour la morphologie de ces classes: il ne peut avoir d'intérêt systématique qu'à l'intérieur de leurs frontières. Ajoutons que des sporophores de type inférieur sont souvent liés à des fructifications plus complexes que celles qui portent les asques et les basides. Nous en trouvons la preuve dans la formation des pycnides par exemple.

Quelle que soit son utilité pour faciliter ou pour assurer la formation et la dispersion des spores, la complication anatomique et histologique doit être envisagée indépendamment de la reproduction, comme un perfectionnement de l'appareil végétatif, comme l'expression de propriétés biologiques de plus en plus compliquées du Champignon vivant pour lui-même.

¹⁾ The Botanical Gazette, XLII, déc. 1906.

Chapitre XV.

Histologie et anatomie.

Les filaments ramifiés, dépourvus de chlorophylle, cloisonnés ou continus, se rencontrent chez tous les Champignons débarrassés des formes à cellules actives constamment amiboïdes ou flagellées. Les formes constamment globuleuses, comme celles des levures industrielles, font exception, mais se rattachent aux Champignons par le fait de leur identité avec des globules issus de divers Champignons filamenteux.

Le mot mycélium est donc justifié pour exprimer le type végétatif habituel des Champignons, apparaissant dès la germination de la spore et persistant, soit toute la vie, soit pendant la plus longue période de l'existence. De Bary croyait cette structure constante et il imagina le nom de pseudoparenchyme pour marquer combien était illusoire, dans son esprit, la ressemblance des Champignons charnus avec les tissus succulents des animaux ou des plantes vertes. Dangeard¹⁾ a été plus loin. Il a cru remonter à la cause physiologique de ce fait: „Les exigences de la digestion superficielle ont condamné les Champignons à se contenter de la forme filamenteuse; l'assimilation chlorophyllienne n'a pas imposé de ces nécessités. Aussi l'Algue a-t-elle pu former des tissus massifs.“

Les faits ne justifient pas cette conception absolue. Les tissus massifs existent incontestablement dans les rhizomorphes, les sclérotés, les stromas, les fructifications. Dangeard a donc invoqué une nécessité imaginaire.

I.

La complication anatomique et histologique est d'un médiocre intérêt systématique quand nous la constatons à l'état définitif; il nous importe surtout d'en connaître l'origine, l'ontogénie de l'espèce étant encore le meilleur guide dans les recherches phylogénétiques. Comme Haberlandt²⁾ le fait justement observer, le mode de formation d'un tissu n'a rien à voir avec son rôle définitif et, ajoutons-nous, avec l'organisation conforme à ce rôle.

Une découverte histogénique importante est celle de véritables méristèmes chez les Champignons. On n'avait pas attaché d'importance au cloisonnement de diverses spores dans trois directions, ni aux segmentations irrégulières des sporocystes chez les Phycomycètes,

¹⁾ Le Botaniste, 6^e série, 1898.

²⁾ Physiologische Pflanzenanatomie, Leipzig, Engelmann, 1904.

peut-être en vertu du préjugé qui envisage comme des phénomènes d'ordres distincts les divisions des organes reproducteurs et celles des organes végétatifs. Juel insiste avec raison sur la direction variable des fuseaux dans les mitoses des basides. Le cloisonnement qui donne naissance aux corps massifs offre une concordance plus évidente avec l'histogénie des plantes supérieures.

G. Istvánffi¹⁾ signale de véritables méristèmes dans les points végétatifs de quelques rhizomorphes, tels que celui de l'*Armillaria mellea*. Il assigne aussi la valeur morphologique des points végétatifs aux bandes marginales des chapeaux de plusieurs Hyménomycètes où le cloisonnement atteint une grande intensité. Baccarini²⁾ signale un stroma de segmentation chez le *Rhopoglyphus filicinus* et des stromas sclérotiformes à accroissement intercalaire chez des *Phyllochora*, *Plowrightia*, *Dothidea*. Ces derniers, dont les tubes soudés se recloisonnent activement, n'ont pas de vrais méristèmes, mais réalisent un état intermédiaire entre les parenchymes de cloisonnement et les faux parenchymes de de Bary.

Des remaniements survenus au cours du développement font parfois que l'état adulte ne garde pas une trace évidente du mode de formation initial par division ou par feutrage.

Krabbe³⁾ avait étudié, chez les Végétaux supérieurs, des phénomènes de glissement qui, disloquant les tissus de division, préparent la dissociation des éléments et leur recombinaison nouvelle. Inversement les Champignons possèdent des tissus de fusion, décrits avec précision par Art. Meyer.⁴⁾ Les fructifications ne sont pas constituées par des filaments simplement fasciculés ou entrelacés par juxtaposition. Outre l'agglutination, la soudure, les anastomoses de filament à filament, il s'établit, aux points de contact, des perforations avec communication des protoplasmes. Grâce à ces abouchements secondaires, les tissus massifs (qu'ils répondent par leur origine aux tissus de division ou aux tissus de fusion), forment un tout biologique (Selbling d'A. Meyer) parcouru par un réseau protoplasmique ininterrompu.

Ces exemples montrent l'origine variée des tissus massifs chez les Champignons. Mais les recherches histogéniques sont trop peu nombreuses pour nous renseigner sur le parti que la systématique en pourra tirer. Elles indiquent du moins, conformément à la remarque d'Haberlandt, qu'il n'est pas légitime de déduire l'organogénie de l'organographie. Nous en prenons acte pour montrer les incon-

¹⁾ Természetrájsi Füzetek . . . , XIV, Budapest 1891.

²⁾ Annali di Botanica, IV, 1905.

³⁾ Das gleitende Wachstum, Berlin 1886.

⁴⁾ Botan. Zeitung, LX, 1902.

vénients de la terminologie organogénique communément usitée pour exprimer les données de l'organographie. De Bary se plaçait au point de vue de l'organogénie quand il employait les termes organographiques parenchyme et pseudo-parenchyme. Lindau¹⁾, en proposant le mot *plectenchyme*, emploie un langage histogénique pour exprimer une idée d'histologie purement descriptive. Ce terme est exact dans la majorité des cas; mais il dépasse la portée des données descriptives en désignant tous les tissus des Champignons comme formés d'un lacs de filaments, comme tissus de feutrage.

Le mot *plectenchyme* désigne à merveille l'idée que de Bary avait mal exprimée par le mot pseudo-parenchyme; mais il doit être pris au sens strictement histogénique. Il répond à un besoin si évident qu'il est nécessaire de lui donner un pendant: le mot *mérenchyme* me vient naturellement sous la plume pour désigner le tissu de division méristématique.

Parenchyme et prosenchyme désignent la forme arrondie ou fusiforme des cellules adultes, quelle qu'en soit l'origine, réunies en tissu massif. Le mot *hyphenchyme* ne serait pas superflu pour traduire *Hyphengewebe* au sens strictement histographique.

La consistance des éléments et du tissu n'est pas exprimée par les termes précédents et l'on a tort de confondre les propriétés histophysiques avec la forme et son origine: les épithètes dur ou scléreux, mou, tenace, etc., ajoutées aux expressions histographiques et histogéniques, répondront aux nécessités de l'analyse.

II.

L'anatomie et l'histologie descriptives sont beaucoup plus avancées que l'histoire du développement des tissus et de leur topographie. Cette science descriptive, la morphographie, a fourni aux chercheurs une ample moisson de détails nouveaux et a fait faire d'immenses progrès au classement précis des innombrables espèces de Champignons. Nous ne pouvons songer à énumérer les travaux qu'elle a suscités. Bornons-nous à quelques indications d'ensemble.

Fries a compris tout le parti que la systématique pouvait tirer de l'anatomie et de l'histologie. Il fait de l'anatomie quand il précise les connexions de l'hyménium avec les tissus stériles de la fructification et s'en sert pour diviser les Champignons en six familles. Il fait de l'histologie (avec le toucher plus qu'avec la vue) quand il recourt à la consistance des tissus ou des assises superficielles pour distinguer, sectionner, grouper les genres.

¹⁾ Festschrift f. Schwendener, Berlin 1899.

Les histologistes modernes ont traduit en caractères micrographiques les textures diverses que les „mycologues amateurs“, à la suite du grand naturaliste suédois, apprécient souvent avec un tact si parfait. Ils rendent ainsi les caractères de texture, les vrais caractères histologiques, plus mesurables, plus accessibles aux comparaisons précises, aux descriptions rigoureuses; mais ils opèrent des retouches de détail plutôt que de grands bouleversements dans les classifications courantes, car ils fournissent peu d'indices nouveaux sur la filiation des Champignons.

Parmi les systèmes anatomiques distinguées dans les corps massifs, nous nous bornerons à mentionner un système linéaire formé de tubes ayant quelque analogie avec les vaisseaux et un système superficiel ressemblant à un épithélium, l'hyménium.

Des éléments vasiformes, immédiatement reconnaissables grâce à l'opacité ou à la coloration de leur contenu, sont signalés sous des noms divers par les anciens observateurs. Bonorden et, après lui, H. Hoffmann, de Bary, Weiss, Boudier, Patouillard, Dippel, Masee, Fayod, etc. les comparent aux laticifères.

G. Istvánffi et O. Johan-Olsen¹⁾ se placent à un point de vue franchement anatomique, en établissant l'homologie des hyphes à contenu laiteux avec les éléments de même forme et de même origine qui contiennent un suc limpide, coloré ou non.

Un peu plus tard Istvánffi²⁾, se rangeant à la conception de l'anatomie physiologique préconisée par Haberlandt, réunit dans le système de transport les éléments courts ou tubuleux à contenu distinct par sa couleur ou son opacité. Il découvre les connexions de ces éléments avec les hyphes ordinaires. Godfrin³⁾ précise ces connexions, en adoptant le terme d'hyphes vasculaires proposé par Van Bambeke.⁴⁾ Maire⁵⁾ constate que les hyphes vasculaires à suc limpide ou laiteux se comportent d'une façon uniforme chez les Discomycètes et les Basidiomycètes. Des tubes à contenu résineux sont signalés chez les Hypogés ascifères par Buchholtz⁶⁾, basidiés par Istvánffi.⁷⁾ De ces divers travaux, il résulte que les hyphes vasculaires fournissent d'excellents caractères distinctifs entre les espèces, entre les genres peut-être, que leur répartition est plus fixe que la nature de leur contenu, mais qu'ils n'indiquent les affinités que dans un cercle restreint, variable selon les groupes où on les envisage.

¹⁾ Botan. Centralbl., XXIX, 1887.

²⁾ loc. cit., 1891. — Jahrb. wiss. Botanik, XXIX, 1896. — Revue mycol., 1896.

³⁾ Bull. Soc. Sc. Nancy, 3^e série, I, 1900. — Bull. Soc. mycol. Fr., XVIII, 1902.

⁴⁾ Botanisch Jaarboek, Gand., 1892. — Bull. Acad. r. de Belgique, 1892.

⁵⁾ Annales mycologici, III, 1905.

⁶⁾ Ber. deut. bot. Gesellsch., XV, 1897.

⁷⁾ Budapest 1896.

III.

L'hyménium est une assise de cellules dont les éléments fondamentaux sont les sporophores; mais si l'on considère que ces sporophores sont, tantôt des asques, tantôt des basides, tantôt de simples conidies, que les mêmes sporophores se rencontrent à l'état diffus dans la trame stérile ou portés directement par un mycélium filamenteux, il paraît évident que la réalisation de l'hyménium est ultérieure à la différenciation des sporophores perfectionnés et constitue un progrès anatomique maintes fois réalisé indépendamment du perfectionnement histologique de l'organe reproducteur (asque, baside, ou conidie).

Le groupement régulier en hyménium présente une supériorité morphologique évidente sur la dissémination désordonnée des sporophores à la surface ou dans l'intérieur de la trame, de même que l'existence de la trame marque un progrès sur l'apparition de sporophores portés individuellement par le mycélium.

Cette gradation de formes permet d'établir des séries morphologiques où les espèces pourvues de sporophores monotypes (asques ou basides) se suivent, dans un ordre logique, des plus simples aux plus compliquées, des plus amorphes aux mieux définies. C'est là une donnée immédiate de la morphologie comparée au sens de Brefeld. Elle a conduit Ed. Fischer¹⁾ à créer les groupes des Plectobasidiineae et des Plectascineae, respectivement placés au-dessous des Basidiomycètes et des Ascomycètes hyméniés.

Lorsqu'on oppose les Hyménomycètes aux Plectobasidiées, les Hymenasci aux Plectascinées, on envisage l'hyménium comme une assise régulière et homogène. Les progrès de l'histologie nous ont montré que tous les hyméniums ne se ressemblent pas, qu'il en est de simples et de compliqués, d'homogènes et d'hétérogènes.

Les paraphyses, décrites d'abord par Hedwig chez les Discomycètes et les Lichens, dissocient les éléments fertiles de l'hyménium. Les filaments dont elles proviennent se distinguent souvent des filaments terminés par des asques dès la première période de la formation de la fructification. Janczewski²⁾ l'a établi depuis longtemps pour l'*Ascobolus furfuraceus*. Des résultats analogues ont été signalés chez beaucoup d'autres espèces soumises aux mêmes procédés. Les éléments initiaux d'où procèdent les ramifications terminées par les paraphyses ont reçu de Darbishire³⁾ le nom de paraphysogone. Ce terme indique clairement que la partie de l'hyménium constituée par les

¹⁾ Engler und Prantl, Pflanzen-Fam., I, 1896.

²⁾ Botanische Zeitung, XXIX, 1871.

³⁾ Jahrb. wiss. Bot., XXXIV, 1900.

paraphyses présente la même individualité morphologique et morphogénique que l'ascogone de de Bary.

On n'a pas souvent remonté aussi loin dans la genèse des paraphyses, non plus que dans celle des asques, et l'on ne peut rien conclure de l'examen des fructifications avancées dans leur développement. A la maturité, les racines des éléments essentiels et des éléments accessoires de l'hyménium se perdent dans le lacis inextricable de la couche sous-hyméniale; aux stades antérieurs ce sont, tantôt les asques, tantôt les paraphyses qui prennent les devants et parviennent les premiers à leur état définitif. Des genres voisins se comportent diversement à cet égard. Brefeld¹⁾, étudiant les *Leotia*, *Geoglossum*, *Helvella*, *Morchella*, etc. distingue les paraphyses avant les rudiments d'asques; G. Dittrich²⁾ s'adressant à un *Mitrule*, voit les paraphyses se faire jour tardivement à travers la couche des asques. Malgré ces variations secondaires, aucune observation n'empêche de considérer les paraphyses comme distinctes des cellules reproductrices par leur origine et par leurs fonctions. Et pourtant leur groupement est aussi régulier que celui des asques.

L'existence des paraphyses est contestée chez les Basidiomycètes. Boudier la soupçonne chez les Trémellinées. On peut, en effet, comparer à des paraphyses fasciculées les papilles (*setulae*) dépassant l'hyménium des *Stypella* A. Möll., *Heterochaete* Pat., *Exidiopsis* Olsen, et aussi celles de certaines Théléphorées (*Bonia* Pat.), Hydnacées (*Kneiffiella* P. Henn.), etc. Mais rien ne prouve que ces éléments proviennent d'initiales analogues à un paraphysogone. Ils se distinguent aussi par leur disposition définitive ressemblant plutôt aux bouquets de basides séparés en îlots chez les Plectobasidiées qu'aux assises régulières des Hyméniées. Il est préférable de leur garder un nom distinct.

Le plus souvent les éléments extrinsèques de l'hyménium des Basidiomycètes sont des cellules isolées dépassant le niveau des basides, renflées en vésicules (cystides) ou amincies en poils ou en soies. Dans le principe, Lévêillé³⁾ appliqua le nom de cystides aussi bien aux vésicules éparses dans l'hyménium qu'aux cellules de la tranche des lames. De Seynes⁴⁾ l'étend aux vésicules parfois disséminées à la surface du chapeau ou du stipe. Fayod⁵⁾ reprend cette idée en créant le nom de dermatocystides, pour ces éléments que J. Topin⁶⁾ nomme cellules cystidiformes.

¹⁾ Bot. Untersuchungen, IV, 1881.

²⁾ Beiträge z. Biol. d. Pflanzen, VIII, 1892.

³⁾ Ann. Sc. nat., 2^e série, VIII, 1837.

⁴⁾ Essai d'une flore mycol. du Gard, Paris 1863.

⁵⁾ Ann. Sc. nat., Bot., 7^e série, IX, 1889.

⁶⁾ Dépôts et concrétions des Hyménomycètes, St. Germain 1901.

Tout en assimilant les cystides à des éléments étrangers à l'assise reproductrice, de Seynes ne les oppose pas nettement aux sporophores, car il y voit des organes revenus à une fonction végétative par une sorte d'hypertrophie de la baside. Il constate toutefois que les cystides naissent, dans certains cas, un peu plus bas que les autres éléments de l'hyménium. Boudier¹⁾ a réussi à suivre l'origine des cystides très loin de l'hyménium chez les espèces où elles terminent les laticifères. De Bary²⁾ ne croit pas que les cystides gorgées de latex prolongent directement les vaisseaux laticifères; mais il démontre qu'elles terminent des branches spéciales d'hyphes montant directement de l'intérieur de la trame à la surface de l'hyménium, tout comme les cellules marginales des lames. Cependant l'observation de Boudier est confirmée par Patouillard³⁾ pour les *Pluteus* et par Van Bameke⁴⁾ pour diverses espèces, tandis que, chez d'autres, les extrémités des laticifères faisant éruption, soit à travers l'hyménium, soit à travers le revêtement externe, ne sont pas renflées. J. Topin⁵⁾ est arrivé au même résultat. Ruhland⁶⁾ se range à la conception organogénique des cystides. Il y voit des terminaisons du système conducteur de la trame s'insinuant à travers l'hyménium.

Les cystides, éléments extrinsèques de l'hyménium, se placent à côté des paraphyses ainsi que Luerksen⁷⁾ l'admet depuis longtemps. Leur répartition, leur forme, leurs fonctions les en distinguent au même titre que les verrues, les papilles, les soies isolées.

Par leur constance, leur uniformité, leurs fonctions identiques dans certains genres, les cystides fournissent de précieuses indications systématiques. Sur 26 *Inocybe*, Topin en trouve 22 pourvus de cystides sécrétant des cristaux d'oxalate de calcium; les 4 autres sont sujettes à révision. Les genres où les cystides sont variables ou inconstantes sont souvent mal conçus: tel est le genre *Corticium*. J. Topin y signale 6 espèces munies de cystides oxalifères et 6 qui n'en ont pas.

Des cystides de forme spéciale ont déjà permis d'épurer ce genre amorphe. Masee⁸⁾ fonde le genre *Asterostroma* pour des espèces munies de cystides ou mieux de poils stelliformes. Persoon les

¹⁾ Des Champignons au point de vue des caract. usuels, chimiques et toxicologiques, Paris 1865.

²⁾ Vergleichende Morphol., 1884.

³⁾ Les Hyménomycètes d'Europe, Paris 1887.

⁴⁾ Dodonaea, Gaud 1892.

⁵⁾ loc. cit., 1901.

⁶⁾ Botan. Zeitung, LIX, 1901.

⁷⁾ Pharmac. Botanik, 1879.

⁸⁾ A Monograph of the Thelephoreae, 2^e éd., London 1888—89.

avait égarées dans le genre *Corticium*. Lévillé les en distinguait sous le nom d'*Hymenochaete*. Patouillard¹⁾ fonde sur le même caractère le genre *Asterodon*. Comme celui-ci présente d'autre part les aiguillons hyménifères caractéristiques des Hydnées, Patouillard conclut que les cystides ou poils étoilés caractérisent une série des Hydnées qu'il nomme série des Astérostomes. Le caractère négatif de l'hyménium sans relief des Théléphorées ne saurait prévaloir contre le caractère défini des cellules étoilées.

Les cystides et les paraphyses sont des éléments essentiellement stériles, mélangés plus ou moins intimement aux sporophores, asques ou basides; ils se distinguent des organes reproducteurs par leur origine comme par leur forme et leurs fonctions. Il faut donc se garder d'appeler paraphyses ou cystides les sporophores modifiés, avortés ou transformés. C'est à tort que les vésicules stériles des Coprins sont nommées paraphyses par Schroeter, Ruhlant, Godfrin²⁾, que les cellules sécrétrices des *Stropharia* sont nommées cystides par Maire.³⁾ Les premières sont des basides hypertrophiées et stériles. Boudier⁴⁾ l'a démontré; il y a même distingué parfois des mamelons répondant aux stérigmates avortés. Dans l'hyménium du *Stropharia semiglobata*, Maire trouve çà et là des cellules en forme de poire allongée et surmontées d'un bec. Leur origine n'est pas très profonde; elles proviennent d'hyphes du subhyménium et peuvent être envisagées comme des basides spécialisées de bonne heure pour une sécrétion particulière et avortant par suite de ce changement de travail. Cette spécialisation physiologique ne les sépare pas d'une façon absolue des éléments reproducteurs dont elles sont homologues, puisque Maire et Guilliermond ont décrit des phénomènes sécréteurs très nets avec différenciations concomitantes dans les basides et dans les asques fertiles.

La notion morphographique de l'hyménium ne répond pas, comme cela ressort des observations rappelées ci-dessus, à une notion organogénique simple. Dans divers hyméniums, les sporophores sont dissociés, disloqués plus ou moins complètement par des éléments végétatifs. La fonction, la structure définitive de ces portions stériles n'est pas un indice constant et fidèle de leur origine. Il est donc urgent de limiter certains vocables à l'acception physiologique, d'autres à l'acception morphographique, d'autres encore à l'acception ontogénique. Dans la première acception, nous parlerons d'éléments sécréteurs, dans la seconde d'éléments piliformes, vésiculeux, étoilés; mais les mots paraphyses, cystides, basides fertiles ou basides modifiées doivent garder

¹⁾ Bull. Soc. mycol. France, X, 1894.

²⁾ Bull. Soc. mycol. France, XIX, 1903.

³⁾ Bull. Soc. mycol., XVIII, 1902.

⁴⁾ Bull. Soc. mycol., II, 1886, et VI, 1890

un sens strictement organogénique. Un élément sécréteur peut-être par son origine une paraphyse, une cystide, une baside ou un asque. Sa fonction n'indique pas son origine. Cette origine est souvent difficile à préciser, et les désignations ontogéniques ne sont pas toujours suffisamment justifiées par l'état de nos connaissances; mais l'étude du développement reste la pierre de touche de la valeur systématique de ces diverses parties de l'hyménium.

Au point où nous en sommes, l'organogénie est encore imparfaitement connue. Mais nous en savons assez pour dire que le degré d'élévation d'un Champignon, au sens phylogénétique, n'est pas proportionnel à la régularité et à l'homogénéité de la couche fertile. Les basides modifiées, les cystides, les paraphyses rompent la continuité des sporophores et disloquent à divers degrés des hyméniums apparemment unis. Les groupes de sporophores seront émiettés plus complètement et paraîtront disséminés parmi la trame stérile si ces éléments accessoires les débordent et les revêtent en exagérant, soit leurs fonctions protectrices, soit leur rôle accessoire dans la déhiscence qui sèmera les spores. L'excès de différenciation de l'hyménium conduit au même résultat que le défaut primitif d'organisation des sporophores en couche régulière. La distinction entre la simplicité primitive et la simplification secondaire n'a pas été faite dans l'établissement des Plectoascineae et des Plectobasidiineae, parce que les données immédiates de l'observation n'ont pas été contrôlées par l'organogénie et, à son défaut, par l'étude des conditions physiologiques propres à révéler la raison d'être des progrès de l'évolution.

L'hyménium n'a pas la même raison d'être chez les Angiocarpes et les Gymnocarpes. Ceux-ci ont développé surtout les procédés de dispersion aérienne; les premiers exagèrent les structures protectrices. A priori nous ne pouvons dire si l'un de ces perfectionnements est plus essentiel que l'autre et, de fait, il existe des Angiocarpes et des Gymnocarpes à tous les degrés de l'échelle. La réduction de l'hyménium anémophile au profit de la complication de l'appareil protecteur peut donc être, au total, un avantage. C'est pourquoi la division des Hypogés, basidiés ou ascosporés, en Hyméniés et Plectosporophorés nous paraît très peu naturelle, l'hyménium s'étant formé indépendamment dans des groupes très divers, basidiés, ascosporés ou conidiés, et déformé aussi facilement.

Nous ne critiquons nullement la classification d'Ed. Fischer, qui donne une si grande importance aux groupes des Plectobasidiineae et des Plectoascineae. On ne pouvait pas faire mieux à défaut de données organogéniques suffisantes. Nous voulons seulement mettre en garde contre l'idée que les *Terfezia* sont plus proches parents des *Gymnoascus* que des *Tuber*. Une bonne classification fondée sur la morphologie comparée n'est pas nécessairement phylogénétique.

Ce n'est certainement pas Ed. Fischer qui se berce de telles illusions, car nul, plus que lui, n'a cherché à éclairer la phylogénie par l'ontogénie.

Ed. Fischer¹⁾ suivi par Bucholtz²⁾ a étudié le développement des Tubéracées. L'organogénie révèle des affinités inattendues entre les Eutuberaceae et les Ascomycètes gymnocarpes, c'est-à-dire les Helvellinées. Pour des raisons analogues les Balsamieae paraissent plus proches des Pézizes dont le réceptacle est d'abord clos.

Mais ces questions sont singulièrement épineuses, car les fructifications de Champignon offrent rarement une séparation nette dans le temps et dans l'espace à l'égard du mycélium; on ne remonte presque jamais à un élément initial comme lorsqu'on fait l'embryogénie des êtres supérieurs; la limite entre la trame que l'on met sous la dépendance directe des organes reproducteurs et le *stroma* que l'on rattache plus volontiers à l'appareil végétatif est conventionnelle ou livrée à l'appréciation de chacun.

IV.

Voilà de longues années que le stroma tient une large place dans la systématique des Champignons. Duby³⁾ prend le stroma comme caractéristique des *Uredineae* comprenant les *Tubercularieae* et les *Melanconieae*. Par une singulière appréciation, les *Æcidineae* formaient parmi ces dernières une tribu dont le signe distinctif était „*Stromate nullo*“. H. Zukal⁴⁾ distingue parmi les Ascomycètes une série stromatique; le stroma, élément fondamental de la fructification, rattache cette série à la souche des Urédinées, mais par le fait la sépare de la série inférieure débutant avec les *Gymnoascus* et d'une autre série dérivée des Mucorinées. La prépondérance attribuée au stroma a eu pour conséquence de faire considérer les Ascomycètes comme un groupe polyphylétique. Sans être exclusifs à ce point, divers auteurs attachent une grande valeur au stroma. Tels sont F. Ludwig⁵⁾ qui envisage l'agrégation de plusieurs fructifications élémentaires comme un principe de formation d'espèces plus élevées, Lindau⁶⁾ qui voit également une source abondante de formes variées

¹⁾ Ber. deut. botan. Gesellsch., XIV, 1896.

²⁾ Ber. deut. botan. Gesellsch., XV, 1897. — Beiträge zur Morphologie und Systematik der Hypogaeen, Tuberaceen und Gastromyceten, Riga 1902. — Annales mycol., I, 1903.

³⁾ Botanicon gallicum, II, 1830.

⁴⁾ Sitz.-Ber. k. Ak. Wiss. Wien, math.-nat. Klasse, XCVIII, 1889. — Ber. deut. bot. Gesellsch., VIII, 1890.

⁵⁾ Wissenschaftl. Rundschau der Münch. Neuest. Nachrichten, 1891.

⁶⁾ Lafar, Handbuch d. techn. Mycol., I, 1904.

dans la présence d'un stroma groupant plusieurs périthèces en unités morphologiques d'ordre supérieur. Ruhland¹⁾, Baccarini²⁾ se placent plus particulièrement au point de vue de l'organogénie du stroma.

Le stroma tient dans la systématique des Fungi imperfecti une place d'autant plus prépondérante que le sporophore est d'un type moins strictement défini. Mais sa valeur doit être appréciée avec prudence. Son développement est fortement influencé par les conditions de la nutrition. Nous en avons une double preuve dans la morphologie comparée et dans les cultures artificielles.

Montemartini³⁾ étudiant la structure des Mélanconiées dans ses rapports avec celle des Sphaeropsidées et des Hyphomycètes, ramène à des adaptations endotrophiques, c'est-à-dire connexes de la vie intramatricale, la constitution des stromas munis d'hyméniums conidiens, aussi bien que les acervula primitivement clos des *Pestalozzia*, *Coryneum*, *Blennorrhia*.

Tous ceux qui ont cultivé des Moisissures savent combien il est facile d'obtenir des feutrages serrés avec les Mucédinées les plus vulgaires. Erwin Smith⁴⁾ signale les épais stromas formés par l'agrégation des mycéliums de *Neocosmospora vasinfecta* Atk. cultivés sur pomme de terre. Il est superflu de multiplier les exemples.

V.

La supériorité d'un Champignon ne saurait donc se mesurer à la capacité de former des tissus massifs plus ou moins volumineux. Nous trouvons des différenciations morphologiques plus strictement définies dans des hyphes disjointes.

Ces différenciations résultent ordinairement du conflit entre une portion dont la végétation est ralentie ou arrêtée (spore ou sporophore) et les portions qui la supportent et qui continuent à végéter activement; on obtient ainsi des sympodes, des ramifications latérales et, par retentissement accéléré de la reproduction sur la végétation, des dichotomies et des polytomies des axes terminés par les sporophores.

Les diverses complications des fructifications formées d'hyphes disjointes sont comparables à celles des inflorescences des Phanérogames, et par leur origine, et par l'intérêt qu'elles présentent pour la classification intérieure des Péronosporées, des Mucorinées, des Mucédinées, etc.

¹⁾ Hedwigia, XXXIX, 1900.

²⁾ Annali di Botanica, IV, 1905.

³⁾ Istit. botan. della R. Univ. di Pavia, N. S., VI, 1899.

⁴⁾ United States Departm. of Agric., 1899.

Elles atteignent un degré supérieur quand certains rameaux cessent de porter des sporophores et se différencient comme stolons, rhizoïdes, etc.

L'agrégation de plusieurs fructifications linéaires homogènes donne de nouvelles complications qui atteignent leur maximum quand les ramifications sont hétérogènes. Mais il n'est pas prouvé, comme l'espéraient Brefeld, Zukal, etc., que ces fructifications massives telles qu'on en voit chez les *Mortierella* soient l'origine des fructifications des Ascomycètes. Elles permettent du moins d'introduire beaucoup d'ordre dans l'arrangement de certaines familles.

Chapitre XVI.

L'élément mycélien.

Les filaments végétatifs qui existent chez les Champignons les plus divers (soit à l'état diffus, soit groupés en tissus), qui composent les fructifications plus ou moins compliquées, ont des caractères propres, antérieurs à ces différenciations et à ces groupements, persistant souvent quand ces complications histologiques et anatomiques sont réalisées.

I.

Ces caractères élémentaires de l'hyphe ont, depuis longtemps, fourni d'excellents indices des affinités. Le groupe des Siphomycètes a été fondé par Sorokin¹⁾ d'après la structure du thalle. Ce terme est encore en vogue, soit sous sa forme primitive, soit sous la modification grammaticale de Siphonomycètes utilisée par Lotsy. On en a précisé l'acception en la restreignant aux espèces semblables aux Algues Siphonées par leurs tubes multinucléés et en excluant celles qui sont définies négativement par l'absence de cloisons ou de mycélium comme les Monadinées et les Chytridinées.

Le thalle siphonné est si caractéristique, qu'il suffit presque toujours à distinguer les Phycomycètes à défaut d'organes sexuels et même reproducteurs. Les réactifs microchimiques ont permis à Mangin²⁾ de colorer différemment les tubes siphonnés des trois principaux ordres: ce qu'il attribue à la constitution des substances fondamentales de la membrane, formée chez les Mucorinées de cellulose mélangée aux

¹⁾ Travaux de la Soc. des naturalistes de Kazan, IV, 1874.

²⁾ C. R. Ac. Sc. Paris, 1890. — Journal de Botanique, XIII, 1899.

composés pectiques, chez les Péronosporinées de cellulose et de callose, chez les Saprolégninées de callose sans composés pectiques ni cellulose.

Il m'a paru nécessaire ¹⁾ de distinguer des Siphomycètes un groupe des Microsiphonées pour les Champignons dont les filaments continus et ramifiés ont un calibre fin et assez uniforme. Tels sont les *Nocardia*, les *Actinomyces* (Mycobactéries des Bactériologistes) dont les affinités avec les Champignons sont certaines. Leur place dans la série est encore inconnue, car ils se reproduisent par des spores de type inférieur-analogues aux chlamydospores.

Leur simplicité n'est pas nécessairement primitive. Les filaments de *Chlorosplenium* qui colorent le bois en vert prennent la structure microsiphonée sous l'influence de la vie endotrophique, comme je crois l'avoir démontré. ²⁾ Les Microsiphonées sont, dans ma pensée, un de ces groupes provisoires, incertae sedis, sans intérêt actuel pour la systématique à tendances phylogénétiques, mais nécessaires pour classer une foule d'êtres utiles à connaître. Il n'a donc pas la même valeur que le groupe des Siphomycètes. J'en dirai autant des Blastomycètes, également importants pour la médecine et pour l'industrie et dont la position systématique est indéterminée.

Les caractères primitifs du thalle sont parfois modifiés par les conditions écologiques du milieu nourricier au point de devenir méconnaissables. Tel est le cas des Champignons endotrophes, notamment des parasites. Ces transformations sont bien propres à dérouter la systématique quand elles portent sur toutes les parties connues du Champignon. Il est donc essentiel de prendre des points de comparaison dans les espèces où les parties transformées demeurent en connexion avec les parties libres qui ont échappé aux influences perturbatrices du milieu. C'est ce qui fait le puissant intérêt de certaines études sur la structure des Champignons dans les mycorhizes, en particulier celles de Janse ³⁾, Mangin ⁴⁾, Werner Magnus ⁵⁾, Shibata ⁶⁾, Sarauw ⁷⁾, Petri ⁸⁾, Gallaud ⁹⁾ où l'on trouvera toute la bibliographie de la question, sur le problème encore controversé du mycoplasme des Urédinées, approfondi surtout par Eriksson ¹⁰⁾ secondé dans ces derniers temps par Tischler. ¹¹⁾

¹⁾ C. R. Ac. Sc. Paris, 25 janv. 1904.

²⁾ Bull. Soc. Sc. Nancy, 1898.

³⁾ Ann. Jard. Buitenzorg, XIX, 1897.

⁴⁾ Cinquantenaire de la Soc. de Biol. Volume jubilaire, Paris 1900.

⁵⁾ Jahrb. wiss. Bot., XXXV, 1900.

⁶⁾ Jahrb. wiss. Bot., XXXVII, 1902.

⁷⁾ Revue mycologique, 1903.

⁸⁾ Nuovo Giorn. Ital., X, 1903.

⁹⁾ Rev. gén. de Botanique, XVII, 1904.

¹⁰⁾ Ann. Sc. nat., Bot., 8^e série, XIV—XV, 1901—1902.

¹¹⁾ Sv. Vetensk. Akad. Handl., XXXVII—XXXVIII, 1904.

La complexité des résultats acquis nous fait comprendre la possibilité de confondre un Champignon parasite avec son hôte, l'incertitude qui a régné sur l'autonomie des *Amylotrogus* Roze, *Pseudocommis* Debray, *Plasmodiophora Vitis* et *californica* Viala et Sauvageau. D'après Billings¹⁾ l'aspect de l'*Amylotrogus* est l'effet de la corrosion de l'amidon par des Bactéries aussi bien que par divers Hyphomycètes. Ducommet²⁾ attribue à des conditions biologiques les formes attribuées au *Pseudocommis* et aux *Plasmodiophora* de la Vigne brunie. Le froid est pour Massée³⁾ la cause de la brunissure des Orchidées.

Les modifications du thalle ne sont pourtant pas à la merci de la plante hospitalière. Elles sont déterminées par les réactions corrélatives des deux éléments associés. Le Champignon imprime son cachet propre aux organes de la nutrition parasitaire, d'autant plus que les protoplasmes (réserve faite pour les mycoplasmes) sont en général séparés par une membrane, si mince soit-elle, propre à chacun d'eux, même dans les organes spécialement parasitaires, tels que les suçoirs.

Les caractères de l'appareil végétatif suffisent pour distinguer des familles, des ordres parasites où les conditions du parasitisme sont aussi constantes, plus constantes même que les organes reproducteurs.

La structure du thalle intramatriciel, la forme des suçoirs suffisent pour distinguer une Péronosporée, une Urédinée, une Ustilaginée, une Erysiphée. N'a-t-elle pas permis récemment à Gallaud⁴⁾ de ramener au *Pellicularia Koleraga* Cooke un parasite du Caféier nommé à tort *Erysiphe scandens* par Ernst, à Salmon⁵⁾ de restituer aux *Phyllactinia* le genre *Ovulariopsis* de Patouillard et Hariot.⁶⁾

Mais il ne faut pas exagérer la valeur de ces caractères qui peuvent apparaître isolément dans des groupes où le parasitisme est exceptionnel. Il ne faut pas non plus attribuer d'importance systématique aux moindres variations de ces caractères; Maire⁷⁾ pense que Salmon⁸⁾ exagère la valeur de la position des suçoirs des Erysiphées et de leurs rapports avec les cellules épidermiques ou parenchymateuses, quand il y cherche la caractéristique du genre

¹⁾ Flora, LXXXVII, 1900.

²⁾ Ann. Ec. nat. Agric. Montpellier, 1900. — Ass. fr. avanc. Sc., Angers 1903.

³⁾ Annals of Botany, IX, 1895.

⁴⁾ C. R. Ac. Sc. Paris, CXLI, 1905.

⁵⁾ Annales mycologici, II, 1904.

⁶⁾ Journal de Botanique, XIV, 1900.

⁷⁾ Bull. Soc. Sc. Nancy, 1905.

⁸⁾ Annales mycologici, III, 1905.

Oidiopsis Scalia emend... Salmon¹⁾ va plus loin et prend le genre *Oidiopsis* comme type d'une troisième tribu de la famille des Erysiphacées, les Erysipheae et les Phyllactinieae étant à leur tour définies par la distribution du mycélium et des suçoirs. Cet indice des affinités semble peu fidèle si l'on considère que dans le seul genre *Erysiphe*, type de la tribu définie par le mycélium externe et par les suçoirs dans l'épiderme, on observe parfois un mycélium endophytique envoyant des suçoirs dans les cellules profondes, soit à l'état normal, soit dans les conditions expérimentales. Cette disposition est normale chez l'*Erysiphe Cichoracearum* étudié par Maire; elle a été provoquée par Salmon²⁾ lui-même chez l'*Er. Graminis* semé dans des blessures de feuilles d'Orge et d'Avoine. Cette expérience confirme l'interprétation de Maire suivant laquelle le passage d'un type mycélien à l'autre est provoqué par la structure de l'épiderme et de l'hypoderme qui le double.

Enregistrons aussi les protestations de Dietel³⁾ contre les bouleversements introduits par J. C. Arthur⁴⁾ dans la classification des Urédinées d'après la situation subcuticulaire ou sous-épidermique des sporoclines.

On risquerait de compromettre la légitime influence conquise en systématique par les caractères biologiques des espèces et des groupes plus élevés, si l'on voulait leur attribuer une valeur constamment supérieure à celle des caractères plus superficiels qui ont fait leurs preuves. Il faut ici éviter le même écueil que dans l'appréciation des caractères micrographiques. Si excellent que soit un caractère, il ne saurait jamais être employé sans le contrôle de caractères différents. Les derniers venus et les plus délicats ne sont pas nécessairement infallibles. Les caractères biologiques ont été trop négligés; ils ne doivent pas faire négliger les autres. Les caractères parasitaires sont de ceux dont l'emploi réclame le plus de prudence et de critique.

II.

Nous n'insisterons pas sur les transformations chimiques liées à la nutrition des thalles, sur leurs variations connexes des conditions du milieu, ni sur l'analyse des membranes et des produits inclus dans le protoplasme. La chimie des Champignons a fait de trop grands progrès pour être traitée en quelques lignes; elle mérite un article

¹⁾ Annals of Botany, XX, 1906.

²⁾ Phil. Trans. Roy. Soc. London, CLXXXXVIII, 1906.

³⁾ Bot. Centralblatt, CIV, 1905.

⁴⁾ Résultats scientifiques du Congrès intern. de Botan. de Vienne 1905, Jena, Fischer, 1906.

à part. D'ailleurs ses applications à la systématique sont encore restreintes et servent plus souvent à des séparations qu'à des groupements d'espèces. Dans la pratique, à part quelques données immédiates de la vue qui trahit les pigments et les chromogènes, de l'odorat et du goût, on a surtout recours à la microchimie, dont les procédés se combinent avec ceux de l'histologie.

Disons seulement que les progrès de la chimie ont révélé chez les Champignons la présence de substances que l'on croyait spéciales aux animaux, aux plantes vasculaires ou aux plantes vertes, l'absence d'autres substances que l'on croyait caractéristiques de tous les végétaux.

Mangin¹⁾ a démontré l'absence de cellulose, non seulement chez les Saprolégniées, mais chez les Champignons supérieurs tels que les *Polyporus* et les *Daedalea*. La prétendue mycocellulose ou fongine serait un mélange de callose et de composés pectiques. La présence de la cellulose n'est donc plus le critère, parfois invoqué, même tout récemment, pour décider si un organisme inférieur est un animal ou un Champignon.

La lignine, que l'on croyait propre aux plantes vasculaires, est signalée par Schellenberg²⁾ chez le *Penicillium glaucum* et quelques Lichens. Schellenberg se base sur la réaction de la phloroglucine qui, d'après Czapek³⁾, caractérise l'hadromal associé à la lignine.

L'amidon se montre en grains dans l'ergot de *Claviceps purpurea* d'après Belzung⁴⁾, en granulations intracellulaires ou en imprégnation de la membrane, dans certains milieux de culture, chez le *Rhacodidium cellare* d'après Guéguen.⁵⁾ La présence du glycogène, signalée à diverses reprises, est générale, d'après Heinze⁶⁾, dans les groupes les plus variés (Mucorinées, Saccharomycètes, Ascomycètes, Basidiomycètes).

La découverte de la chitine dans les membranes de Champignons est plus remarquable encore que les résultats négatifs de la recherche de la cellulose, car c'est un caractère positif que l'on croyait propre aux animaux. Winterstein⁷⁾ trouve de notables proportions d'une combinaison azotée dans la fongine. L'année suivante⁸⁾, il énonce ce résultat inattendu, que la membrane des Champignons contient un

¹⁾ C. R. Ac. Sc. Paris, 1890. — Atti del Congresso botan. internaz., Genova 1892.

²⁾ Jahrb. wiss. Botanik, XXIX, 1897.

³⁾ Zeitschrift physiol. Chemie, XXVII, 1899.

⁴⁾ Recherches sur l'ergot du Seigle. Paris, Alcan, 1889.

⁵⁾ Bull. Soc. mycol. France, XXII, 1906.

⁶⁾ Centr. f. Bakt. u. Par., 2. Abt., XII, 1904.

⁷⁾ Zeitschrift physiol. Chemie, XIX, 1894.

⁸⁾ Ber. deut. bot. Gesellsch., XXVIII, 1895.

corps identique à la chitine ou du moins très voisin. Van Wisselingh¹⁾, tout en confirmant l'opinion de Mangin sur l'absence de cellulose chez divers Hyphomycètes, est d'avis que leur membrane est formée principalement de chitine. Il signale également la chitine chez les Mucorinées où elle est retrouvée par Bachmann.²⁾

III.

En présence des données inégales, souvent peu précises, de l'organographie, de la morphologie descriptive de l'appareil végétatif, en présence des grandes difficultés de l'organogénie, on s'est rejeté sur l'étude du noyau. On espérait que, dans l'appareil végétatif comme dans les éléments plus spécialement consacrés à la sexualité ou à la reproduction, on trouverait le mot de l'énigme des affinités en visant droit au cœur de l'élément vivant, en analysant les plus fins détails de la structure du noyau, impénétrables aux anciennes techniques. On a donc, dans ces derniers temps, multiplié les recherches sur le noyau aux diverses phases de la vie cellulaire.

On dit volontiers que le noyau est au repos dans l'intervalle des mitoses. Il ne faudrait pas prendre cette expression à la lettre: le noyau se nourrit, grandit, pour ne parler que des changements visibles. Maire³⁾ a même constaté des modifications connexes des phénomènes de sécrétion dans les noyaux des Ascomycètes. Les modifications du noyau pendant cette période sont peu de chose à côté des éclatantes perturbations qui justifient le nom de caryocinèse pour les phénomènes accompagnant la division nucléaire. Le noyau quiescent offre donc la fixité cherchée pour les comparaisons taxinomiques. Mais le but est dépassé, car les parties concentrées sont indistinctes. On ne reconnaît pas les chromosomes, dont l'individualité semble pourtant persister, bien qu'elle échappe alors à nos procédés d'analyse micrographique. Les points de comparaison sont donc si restreints, qu'on n'en a tiré presque aucun parti systématique. Ils se réduisent à des différences de taille: les noyaux par exemple sont énormes chez les *Entomophthora*, très petits chez les Basidiomycètes, où ils sont d'ailleurs bien plus volumineux dans les basides que dans les filaments végétatifs.

Feinberg⁴⁾ pense trouver la distinction des Protozoaires à l'égard des Levures et de certains Champignons inférieurs dans l'au-

¹⁾ Jahrb. wiss. Botanik, XXXI, 1898.

²⁾ Jahrb. wiss. Botanik, XXXIV, 1900.

³⁾ Annales mycologiques, III, 1905.

⁴⁾ Ber. deut. botan. Gesellsch., XX, 1902.

réole achromatique entourant le caryosome amorphe chez les premiers, non chez les seconds. Dangeard¹⁾ croyait plutôt à une concordance. Cet indice paraît peu fidèle.

Nous ne reviendrons pas sur le nombre des noyaux réunis dans chaque article. C'est un excellent indice d'affinités, à la condition de distinguer la multiplicité primaire, la multiplicité secondaire ou apocytie et l'association synergique des syncaryons.

Au milieu de la crise caryocinétique, on distingue des éléments d'une certaine fixité qui étaient confondus pendant la période de repos. La division nucléaire offre des différences qui opposent assez constamment les Basidiomycètes aux Ascomycètes. Dangeard²⁾ espère qu'on trouvera dans ce phénomène d'utiles renseignements au point de vue phylogénétique.

Le nucléole est rejeté dans le cytoplasme à toutes les mitoses, chez tous les Basidiomycètes étudiés par Maire.³⁾ Sappin-Trouffy⁴⁾, Poirault et Raciborski⁵⁾, Maire ont fait la même observation chez les Urédinées. Dangeard vient d'observer aussi le rejet du nucléole chez les *Ancylistes* et le *Mucor fragilis*.

Le nucléole ne quitte pas le noyau chez les Ascomycètes d'après Gjurasin⁶⁾, Harper⁷⁾, Guilliermond⁸⁾, Maire.⁹⁾ Il en est de même chez les Péronosporées d'après Stevens¹⁰⁾, chez les Saprologniées d'après Davis.¹¹⁾

L'existence des fuseaux et des centrosomes ne se laisse pas partout démontrer avec la même aisance. Chez les Ascomycètes, on les distingue à l'intérieur de la membrane nucléaire encore intacte. Toutefois Faull¹²⁾ croit que les centrosomes et les asters sont d'origine extranucléaire. Le fuseau et les centrosomes, comme le nucléole, restent intranucléaires pendant toute la division chez les Entomophthorées d'après Olive¹³⁾, chez les Péronosporées d'après Stevens.¹⁴⁾ Davis¹⁵⁾ reconnaît le fuseau intranucléaire, mais n'aperçoit pas de

¹⁾ Le Botaniste, 2^e série, 1890.

²⁾ Le Botaniste, 9^e série, 1906.

³⁾ Bull. Soc. mycol. Fr., XVIII, 1902.

⁴⁾ Le Botaniste, 5^e série, 1896.

⁵⁾ loc. cit., 1895.

⁶⁾ Ber. deut. botan. Gesellsch., XI, 1893.

⁷⁾ Jahrb. wiss. Botanik, XXIX, 1896.

⁸⁾ Rev. génér. de Botanique, XVI, 1904.

⁹⁾ Annales mycol., III, 1905.

¹⁰⁾ Botanical Gazette, XXVIII, 1899.

¹¹⁾ Botanical Gazette, XXXV, 1903.

¹²⁾ Proc. Boston Soc. Nat. Hist., XXXII, 1905.

¹³⁾ Botanical Gazette, XLI, 1906.

¹⁴⁾ loc. cit.

¹⁵⁾ loc. cit.

centrosome dans les oogones de *Saprolegnia*. Fuhrmann¹⁾ n'en distingue pas davantage chez les *Saccharomyces*, mais il distingue le fuseau achromatique avec monaster et diaster, qui était contesté jusqu'alors.

Chez les Basidiomycètes, on ne trouve jamais le fuseau complètement formé à l'intérieur d'une membrane nucléaire intacte; Maire²⁾ admet qu'il se forme surtout aux dépens du cytoplasme. Le fuseau et le centrosome, généralement visibles dans les mitoses simples des basides et des spores, le sont rarement dans les mitoses conjuguées, même chez les Autobasidiomycètes; ils ne le sont jamais chez les Pucciniacées. A cet égard les *Coleosporium* se comportent comme les vrais Basidiomycètes, selon les données concordantes de Poirault, de Holden et Harper.³⁾ Ces derniers observateurs distinguent fuseau, centrosomes et asters. Maire en conclut que les Coléosporiées et les Auriculariées forment le pont entre les Pucciniacées et les Autobasidiomycètes.

On reste émerveillé en présence des documents accumulés sur la cytologie des Champignons dans ces dernières années. Ils ont augmenté dans des proportions inattendues le trésor des données morphographiques. On décrit aussi bien les contours des chromosomes que ceux d'un Bolet ou d'un Agaric. Mais c'est toujours la même science descriptive.

Dans ce domaine confinant aux limites des dimensions susceptibles d'être appréciées par le microscope, comme dans le domaine de la grosse morphologie, les faits réalisés sont beaucoup mieux connus que leur origine et à plus forte raison, que leur filiation, et que leur cause.

En attendant que les recherches organogéniques soient suffisamment complètes, la morphologie comparée demeure le meilleur guide de la systématique. Mais il faut que les mycologues se pénétrent bien de cette idée, que la morphologie comparée ne démontre pas les relations phylogénétiques.

De ce que les formes primitives qui nous sont inconnues étaient simples suivant la théorie, nous ne sommes pas en droit de conclure que les formes simples sont nécessairement primitives.

Tous les noms de genres ou de groupes plus élevés où l'on a si libéralement introduit les radicaux *Proto*, *Eo*, *Caeno* resteront dans la

¹⁾ Centralbl. f. Bakter. u. Paras., 2. Abt., XV, 1906.

²⁾ loc. cit.

³⁾ Wisconsin Acad., XIV, 1903.

nomenclature comme témoins de la facilité avec laquelle nos contemporains ont cru trancher les questions délicates et complexes de la phylogénie.

Conclusion.

La systématique a reçu de la doctrine transformiste une puissante impulsion. On n'a proposé aucune autre explication rationnelle des affinités. Mais la classification phylogénétique n'est pas réalisée. C'est un but vers lequel nous pouvons tendre sans nous bercer de l'illusion de le toucher jamais. De même l'étoile polaire guide les navigateurs qui ne songent pas à l'atteindre.

Les procédés descriptifs ont analysé la forme jusque dans les détails les plus délicats et les plus profonds. En se combinant avec la chimie, la physiologie, l'ontogénie, ils ont ouvert des horizons nouveaux sur la parenté des Champignons, soit entre eux, soit avec les Algues ou les animaux. Il est bien difficile de considérer encore les Champignons comme un groupe homogène, à moins de le débarrasser des formes incolores qui ont des affinités manifestes, soit avec les Protozoaires, soit avec divers ordres d'Algues. Mais il n'est guère possible de prévoir actuellement où s'arrêtera cette épuration. Le noyau le plus solide du groupe, les Champignons par excellence, Champignons à la deuxième puissance qualifiés du nom redondant de Mycomycètes, ont une origine inconnue; il n'est pas démontré que les Ascomycètes, à eux seuls, ne soient pas un groupe polyphylétique.

On a eu recours aux mesures extrêmes pour tirer d'embarras les mycologues: les uns ont supprimé les Champignons, les autres ont décidé qu'ils formaient, quand même, un groupe monophylétique. A quoi nous avancent ces expédients? Supprimer la question n'est pas la résoudre. Le plus sage n'est-il pas d'admettre l'existence des Champignons comme un postulat, de même que nous admettons l'existence de l'espèce et la transformation des espèces? Les sciences naturelles ne s'édifient pas sans conventions.

Est-ce à dire que la systématique des Champignons porte en elle un vice originel qui la met au-dessous de toutes les systématiques? Nous sommes convaincu du contraire. Elle est d'autant plus perfectible qu'elle connaît mieux l'imperfection fondamentale que d'autres portent allégrement sous même la soupçonner.

La systématique des Champignons, par cela même qu'elle est plus délicate et qu'elle réclame l'emploi de caractères plus variés, tend à devenir plus complète, plus naturelle que toute autre en s'appuyant sur l'ensemble des manifestations biologiques, sans subir le joug du caractère dominateur, sans accorder de préséance à la sexualité sur la reproduction, ni à la reproduction sur la végétation, sans sacrifier la physiologie à la morphologie.

Malzéville-Nancy, janvier 1907.

Les Progrès de la Paléobotanique de l'ère des Gymnospermes

par

R. Zeiller,

Membre de l'Institut, Inspecteur Général des Mines.

Introduction.

Les lecteurs du présent Recueil ont été mis au courant par M. D. H. Scott et par M. Laurent, d'une part de ce que nous savons aujourd'hui des végétaux qui vivaient à l'époque paléozoïque, et d'autre part des progrès de nos connaissances touchant la flore des époques crétacée et tertiaire, c'est à dire de la période désignée sous le nom d'ère des Angiospermes, dont l'époque actuelle n'est, au point de vue botanique, que la continuation. Il reste à envisager la période intermédiaire, correspondant à l'ère des Gymnospermes, pour employer l'expression sous laquelle on a coutume de désigner, avec Ad. Brongniart, la plus grande partie des temps secondaires, depuis le commencement de l'époque triasique jusqu'à la fin de l'époque jurassique, les Angiospermes, considérées longtemps comme ne s'étant montrées — les Dicotylédones tout au moins — que vers le milieu de l'époque crétacée, étant connues maintenant pour avoir, dès le début de cette époque, commencé à tenir leur place dans la flore et pour y être très rapidement devenues prédominantes. Sous ce terme consacré d'ère des Gymnospermes, il ne faut, d'ailleurs, pas oublier qu'on a essentiellement en vue les deux classes des Cycadinées et des Conifères, qui semblent en effet avoir, durant cette période de l'histoire de notre globe, constitué les traits les plus saillants de la flore terrestre, après avoir commencé à y figurer vers la fin seulement des temps primaires; mais on ne peut plus aujourd'hui attribuer aux expressions d'ère ou de règne des Gymnospermes, d'une part, des

Cryptogames vasculaires, d'autre part, la valeur absolue qu'on s'était cru pendant si longtemps fondé à leur donner. On sait en effet, par les découvertes récentes dont M. Scott a exposé les résultats, qu'une très grande partie des frondes filicoïdes des époques dévonienne, carbonifère et permienne ont dû être reportées des Fougères parmi les Gymnospermes pour y constituer une classe spéciale, les Ptéridospermées; et si l'on ne peut contester l'importance qu'ont eue néanmoins, durant la période paléozoïque, les Cryptogames vasculaires, en particulier les Equisétinées et les Lycopodinées arborescentes qui formaient alors certains des traits les plus typiques de la flore, on ne saurait affirmer qu'elles l'aient emporté sur les Gymnospermes, Ptéridospermées et Cordaïtées, et que les expressions classiques d'ère des Cryptogames vasculaires et d'ère des Gymnospermes ne demandent pas à être revisées; sans vouloir toutefois les modifier, il m'a du moins, semblé utile d'en préciser ici tout d'abord la valeur et la signification.

J'ajoute que, pour éviter des lacunes, j'aurai à dépasser quelque peu, pour certains groupes végétaux, les limites de l'ère des Gymnospermes, tant dans un sens que dans l'autre. Je dois en effet, comme l'a annoncé M. Laurent¹⁾, suivre à travers l'époque crétacée les types cryptogamiques et gymnospermiques, qui ne sont, pour une bonne partie, que la continuation de ceux de l'époque jurassique ou qui se rattachent plus ou moins étroitement à ces derniers. Il me paraît nécessaire, d'autre part, de remonter jusqu'à l'époque permienne pour ne pas laisser de côté les formes, étrangères à la flore paléozoïque de type normal et non visées par conséquent dans le travail de M. Scott, qui, vers la fin des temps primaires, se sont substituées à cette flore paléozoïque sur une partie assez notable du globe et ont constitué une flore spéciale, la „flore à Glossopteris“, représentée surtout dans les dépôts permotriasiques de la région australo-indienne, de l'Amérique du Sud et de l'Afrique méridionale.

Il y a un peu plus de vingt ans, du moins pour ce qui regarde les Cryptogames et les Gymnospermes, que Schimper et après lui Schenk ont donné, dans leur admirable *Traité de paléophytologie*, un exposé détaillé des connaissances acquises en paléobotanique au moment où ils écrivaient²⁾; depuis lors un certain nombre d'ouvrages généraux ont été également publiés, dans lesquels il a été naturellement tenu compte des progrès accomplis, mais la plupart ont été conçus sur un plan plus restreint et plus élémentaire,

¹⁾ *Progressus rei botanicae*, I, p. 319, note 1.

²⁾ Zittel, *Handbuch der Paläontologie*, Abt. II, *Paläophytologie*, Lief. 1—4, 1879—1885.

et celui de Schimper et Schenk demeure l'ouvrage classique par excellence, comme étant le plus complet qui puisse être consulté. Aussi est-ce aux données de cet ouvrage que je m'efforcerai de raccorder le présent exposé, en enregistrant les progrès principaux réalisés au cours de ces vingt à vingt-cinq dernières années dans ce que nous savons des Cryptogames et des Gymnospermes de la période secondaire.

Dans presque toutes les régions du globe de nouvelles explorations géologiques et paléontologiques ont été faites, et si bon nombre d'entre elles n'ont donné lieu qu'à la récolte de formes déjà observées ailleurs, elles n'en ont pas moins abouti à des résultats utiles, au point de vue de la géographie paléobotanique, en fournissant des renseignements intéressants sur la répartition des types et sur les rapports mutuels que présentaient à un moment donné les flores des différentes régions.

C'est ainsi notamment que les recherches faites principalement par O. Feistmantel et par M. Kurtz dans l'Afrique australe, l'Asie méridionale et l'Amérique du Sud ont permis de délimiter approximativement le domaine de la flore à *Glossopteris* et qu'en Russie M. Amalitzky a pu constater le fait, très intéressant, de la pénétration de cette même flore à la fin de l'époque permienne.

Pour l'époque triasique, je mentionnerai les recherches de M. Blanckenhorn sur la flore du Grès bigarré de Commern, de M. Fliche sur la flore du Trias de Lorraine, de M. Compter sur la flore du Keuper de la Thuringe, de M. Stur sur la flore du Trias supérieur de la Basse-Autriche, et surtout les belles études de MM. Fontaine, Newberry et Lester Ward sur les flores du Trias supérieur des Etats-Unis, de la Virginie notamment.

L'étage rhétien, qui fait le passage du Trias au Jurassique et qui renferme sur un bon nombre de points des gîtes importants de combustibles minéraux, a été, à raison même de cette circonstance, particulièrement exploré, et parmi les travaux les plus importants dont il a fait l'objet au point de vue paléobotanique, je citerai ceux de MM. Nathorst pour la Suède, Raciborski pour la Pologne, Hartz pour le Groënland, Schenk et Krasser pour la Perse, mes propres études sur la flore rhétienne du Tonkin et du Yunnan, celles de M. Yokoyama pour le Japon, celles de M. Szajnocha et du Comte de Solms-Laubach pour la République Argentine et le Chili, enfin celles de M. Shirley sur la flore rhétienne ou liasique de la Nouvelle-Galles du Sud.

La flore jurassique proprement dite a fait de même l'objet de nombreux travaux, au nombre desquels il faut citer, comme offrant un intérêt particulier, ceux du M^{is} de Saprota sur la flore des divers gisements jurassiques de la France et sur la flore jurassique du Portugal, de M. Lignier sur la flore liasique de l'Orne, de M. Seward

sur les flores liasiques et oolithiques d'Angleterre, de M. Raciborski sur la flore liasique de Galicie, de MM. Bartholin et Möller sur celle du Lias inférieur de l'île de Bornholm, de M. Nathorst sur les flores jurassiques du Spitzberg et de la Terre de François-Joseph, de MM. Fontaine, Knowlton, Lester Ward et Wieland sur les flores jurassiques des États-Unis. Mais une mention toute spéciale est due aux recherches de ces deux derniers auteurs sur les troncs de Cycadinées du groupe des Bennettitées recueillis dans quelques-uns de ces gisements jurassiques d'Amérique ainsi que dans certains gisements infracrétacés du même pays riches en fossiles de ce genre, et dont l'étude a révélé à M. Wieland la constitution, demeurée inconnue jusqu'à ces derniers temps, des inflorescences mâles de ces Bennettitées: les découvertes qu'a faites M. Wieland sur ces inflorescences de Bennettitées doivent sans contredit être classées au premier rang dans le présent travail, tant à raison de leur importance intrinsèque que de l'intérêt des vues qu'elles suggèrent touchant les affinités de ces plantes avec d'autres groupes, notamment avec les Ptéridospermées et les Fougères, et elles méritent d'être mises en parallèle avec celles qui se rapportent aux Ptéridospermées, comme étant au nombre des plus capitales dont la paléobotanique se soit enrichie depuis ses débuts.

Je signalerai encore, comme se rapportant à la même époque géologique, les études de M. Yokoyama sur la flore jurassique du Japon, de M. Yabe sur celle de la Corée, de M. Seward sur celle de l'Afrique australe ainsi que sur celle de l'Australie, les observations que j'ai pu faire sur les végétaux liasiques recueillis par M. Villiaume à Madagascar, et celles de M. Nathorst sur les plantes jurassiques rapportées de la Terre Louis-Philippe par l'expédition antarctique de M. O. Nordenskjöld.

Enfin, pour ce qui regarde l'époque crétacée, je mentionnerai les travaux de M. Seward sur la flore wealdienne d'Angleterre, de M. Fliche sur la flore des couches infracrétacées et crétacées de l'Argonne et de la Haute-Marne, de M. Richter sur la flore néocomienne des environs de Quedlinburg, de MM. Engelhardt, Velenovsky, Bayer sur la flore cénomaniennne de la Saxe et de la Bohême, de M. Krasser sur la flore cénomaniennne de la Moravie, de M. F. von Kerner sur la flore infracrétacée de la Dalmatie, de M. de Saporta sur les flores infracrétacées et crétacées du Portugal, de Sir W. Dawson sur la flore crétacée du Canada, de MM. Fontaine, Hollick, Knowlton, Lesquereux, Newberry, Lester Ward, sur les flores infracrétacées du Montana, du Texas, du Potomac, et les flores crétacées du New-Jersey, du Dakota et de la partie inférieure du système de Laramie, embrassant ainsi la série crétacée américaine dans toute son étendue, depuis son extrême base jusqu'à

son contact avec le Tertiaire; je citerai également les recherches de M. Kurtz sur la flore crétacée de la Patagonie, de MM. Nathorst et Yokoyama sur la flore infracrétacée du Japon, et celles de M. C. von Ettingshausen sur les flores crétacées de l'Australie et de la Nouvelle-Zélande. Mais dans beaucoup de ces gisements crétacés, les Cryptogames vasculaires et les Gymnospermes sont déjà noyées dans une masse prédominante d'Angiospermes, et elles n'ont donné lieu souvent qu'à des observations de détail qu'il n'y a pas intérêt à retenir.

Je m'efforcerai, dans les pages qui vont suivre, de dégager des études relatives aux flores d'âges divers que je viens d'énumérer, les faits nouveaux de quelque importance qui peuvent être désormais tenus pour acquis ou tout au moins qui reposent sur des constatations assez précises pour qu'il y ait lieu d'en faire état. Je passerai d'abord en revue les différentes classes de végétaux, Cryptogames cellulaires, Cryptogames vasculaires, et Gymnospermes, qui doivent figurer dans le présent exposé, et j'indiquerai les progrès réalisés dans nos connaissances touchant leurs représentants des temps secondaires. Je donnerai ensuite un coup d'œil aux flores des différentes époques, et je résumerai les résultats généraux qui ressortent de l'ensemble des travaux dont elles ont été l'objet.

Algues.

La liste, relativement assez courte, des Algues secondaires s'est enrichie de quelques formes nouvelles, dont les unes peuvent être rattachées avec certitude à des groupes actuellement vivants, les autres restant d'attribution tant soit peu incertaine.

Je mentionnerai tout d'abord une Algue unicellulaire gélatineuse que M. Lignier a observée sous forme de masses zooglées à l'intérieur des trachéides d'un bois de Conifère de l'Oxfordien, et qu'il a rapportée au genre actuel *Glaucocystis*, non encore signalé à l'état fossile.

La famille des Siphonées a fait l'objet d'assez nombreuses observations, portant principalement sur les Siphonées verticillées, l'un des groupes d'Algues fossiles les mieux connus: sans parler de la découverte, à divers niveaux de la série secondaire, de formes spécifiques nouvelles appartenant à des genres tels que *Diplopore* et *Gyroporella*, je citerai comme offrant un intérêt particulier deux genres nouveaux, *Tetraploporella* et *Triploporella*, reconnus par M. G. Steinmann, le

premier dans les couches tithoniques de Stramberg, le second dans le Cénomanién du Mexique ainsi que du Liban, et qui tous deux rappellent les Dasycladées vraies par le port, tout en se rapprochant des Acétabulariées par ce caractère, que les sporanges y sont con-

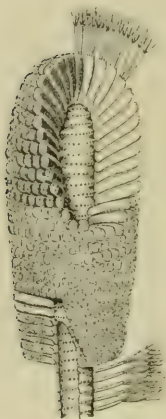


Fig. 1. Reconstitution d'un *Triploporella*, supposé débarrassé de son encroûtement calcaire; grossi environ 4 fois. D'après Steinmann.

stitués par des rameaux de premier ordre: de l'extrémité de ces rameaux sporifères partent des rameaux secondaires disposés par quatre, et très courts, dans le premier de ces genres, par trois, et plus développés, dans le second (fig. 1). En même temps M. Steinmann a constaté la présence, dans ces mêmes couches cénomaniennes du Mexique, du genre vivant *Neomeris*, qui n'avait pas encore été observé au-dessous du Tertiaire, et qui s'est montré représenté par une espèce de la section *Herouvalina*, établie pour des formes de l'Eocène parisien.

Le même auteur a fait connaître, du Néocomien supérieur de la Serbie, un nouveau type générique de la tribu des Codiées, le genre *Boueina*, qui, avec une structure interne pour ainsi dire identique à celle des *Halimeda* vivants, diffère de ceux-ci par l'absence de ramification de son thalle, affectant la forme de grêles baguettes cylindriques.

M. Rothpletz a observé, de son côté, dans le Trias alpin une forme générique nouvelle, désignée par lui sous le nom de *Sphaerocodium*, comprenant des Algues à thalle sphérique, constitué par des filaments unicellulaires ramifiés par dichotomie et étroitement entrelacés, dont l'accumulation a formé d'importantes masses de calcaire; il paraît probable qu'il s'agit là encore d'une Algue de la tribu des Codiées, sans cependant que l'attribution en soit absolument certaine.

Enfin, comme appartenant encore aux Siphonées, je mentionnerai un *Caulerpa* observé par M. Murray dans le Kimmérien d'Angleterre, mais dont l'attribution ne laisse pas non plus de donner prise à quelques doutes.

La présence des Diatomées, observées depuis longtemps dans le Tertiaire et dans le Crétacé supérieur, a été reconnue dans le Crétacé moyen et l'Infracrétacé, par M. Cayeux d'une part, en France et en Belgique, par M. Ries, d'autre part, aux Etats-Unis, sous des formes appartenant à des genres et le plus souvent à des espèces vivant encore aujourd'hui; mais M. Rothpletz en a découvert jusque dans le Lias supérieur, représentées, dans des couches du Wurtemberg appartenant à ce niveau, par deux espèces du genre *Pyxidicula*, distinctes l'une et l'autre de leurs congénères actuelles; il a retrouvé ultérieure-

ment une troisième espèce de ce même genre, différente également des formes vivantes, dans le Jurassique supérieur de l'Oberland bernois.

Il paraît probable qu'il faut considérer les Corallinacées, qu'on ne connaissait avec certitude qu'à partir du Crétacé supérieur, comme ayant été également représentées à l'époque jurassique et même dès l'époque silurienne, les recherches de M. A. Brown sur le genre *Solenopora* ne laissant guère de doute sur son rattachement aux Mélébésiées.

Quant aux autres formes nouvelles observées dans des formations secondaires, l'attribution en reste assez incertaine. Tel est le cas tout d'abord pour les Algues gélatineuses à thalle sacculaire creux découvertes par MM. B. Renault et C. Eg. Bertrand dans certains combustibles fossiles, notamment dans les bogheads, qu'ils ont reconnu être entièrement constitués par leur accumulation. M. Scott leur a déjà consacré ici quelques mots, à raison de leur présence, en grande abondance, à l'époque paléozoïque; mais Renault les a retrouvées à l'époque secondaire, représentées dans les combustibles liasiques du Banat hongrois par une forme spécifique qui paraît devoir rentrer dans le genre *Pila*. Je me borne à rappeler que MM. Renault et Bertrand les regardent comme devant appartenir aux Cénobiées.

On ne saurait non plus classer avec certitude un certain nombre d'Algues observées seulement à l'état d'empreintes, mais qui n'en sont pas moins intéressantes à raison des ressemblances marquées qu'elles présentent avec des formes vivantes: c'est ainsi que M. Fliche a observé dans le Trias de Lorraine des Algues rappelant beaucoup certains *Lomentaria*, *Chorda* et *Cystoseira*, et qu'il a désignées sous les noms génériques provisoires de *Lomentarites*, *Chordites* et *Cystoseirites*, ce dernier type ayant seul été signalé jusqu'ici à l'état fossile et n'ayant été rencontré que dans le Tertiaire. De même M. Seward a reconnu dans le Wealdien d'Angleterre des formes très semblables, les unes aux *Catenella*, d'autres au *Chondrus crispus* de la flore actuelle, mais il a jugé prudent de les classer seulement sous le nom générique d'*Algites* pour ne pas préjuger une attribution trop précise.

Characées.

Un type générique nouveau de Characées a été reconnu par M. Stache à l'extrême sommet du Crétacé, dans les couches de passage au Tertiaire qui constituent l'étage liburnien de Dalmatie: il est constitué par des oogones ovoïdes effilés à leur sommet en col de bouteille,

et auxquels, à raison de ce caractère, l'auteur a appliqué le nom de *Lagynophora*.

Je n'aurais à signaler, comme offrant quelque intérêt en ce qui concerne les Characées, que cette seule observation, s'il ne me paraissait utile de faire justice d'une indication erronée donnée par Schimper et relative à la présence de graines de *Chara* dans le Muschelkalk des environs de Moscou, indication plus d'une fois reproduite sans qu'il ait été possible d'en retrouver la source originelle. Or, dans un travail tout récent, consacré aux Trochiliskes dévoniens, dans lesquels l'auteur voit des oogones de Characées primitives, M. Karpinsky relève comme inexact le fait annoncé par Schimper, en faisant remarquer notamment qu'il n'existe pas de Muschelkalk dans la région de Moscou, de telle sorte que les premiers oogones vraiment authentiques de Characées seraient ceux qui ont été signalés par Saprota dans l'Oxfordien. La découverte de fossiles de ce genre à des niveaux plus bas offrirait donc un réel intérêt.

Champignons.

Les seules observations relatives aux Champignons qu'il y ait intérêt à mentionner dans le présent exposé se rapportent aux Schizomycètes ou Bactériacées, dont B. Renault a, comme l'a dit ici M. Scott, reconnu la présence à peu près à tous les niveaux et parmi lesquels il a signalé notamment, pour ce qui regarde l'époque secondaire, deux formes de Microcoques observées par lui dans des bois de Cycadinées du Jurassique supérieur: l'une d'elles attaquait, semble-t-il, les épaisissements des parois cellulaires, et l'autre les membranes moyennes.

M. C. Eg. Bertrand, tout en faisant certaines réserves sur l'interprétation de quelques-uns de ces corps bactéroïdes, a lui-même observé, dans des coprolithes de Dinosauriens carnivores provenant des argiles wealdiennes de Bernissart, des corpuscules bactériiformes affectant l'aspect de très courtes Bactéries bacillaires, dont l'attribution aux Bactériacées lui semble infiniment probable et qui rappellent singulièrement le *Bacillus coli*, sauf qu'ils sont plus courts et se présentent moins souvent en chaînettes; mais l'analogie est assez marquée pour mériter de fixer l'attention.

Muscinées.

Des empreintes offrant toute l'apparence de thalles de Marchantiées à ramification dichotome avaient été déjà signalées par M. Fliche dans l'Oolithe de Lorraine; des formes semblables, mais toujours dépourvues d'appareils fructificateurs, ont été observées, d'une part dans le Wealdien d'Angleterre par M. Seward, d'autre part dans les couches liasiques de la région de Cracovie ainsi que dans le Keuper moyen de la Haute-Silésie par M. Raciborski, qui les a désignées sous le nom générique de *Palæohepatica*. Ces dernières découvertes ont fait ainsi remonter à l'époque triasique la constatation de l'existence des Hépatiques; mais l'observation de M. Kidston citée ici même par M. Scott¹⁾ la reporte maintenant jusqu'au Carbonifère inférieur.

Quant aux Mousses, il n'en a toujours pas été signalé dans les couches secondaires, les *Najadita* du Rhétien d'Angleterre qu'on avait cru à un certain moment pouvoir leur être rapportés ayant été reconnus, ainsi qu'on le verra plus loin, pour appartenir aux Lycopodiniées.

Equisétinées.

Les Equisétinées secondaires n'ont guère fait l'objet, depuis longtemps, d'observations offrant un intérêt général, la découverte, à divers niveaux, d'espèces nouvelles d'*Equisetum*, de *Schizoneura* ou de *Phyllothea*, ne pouvant être considérée comme telle. M. R. Etheridge jun. a signalé, il est vrai, un échantillon fertile d'un *Schizoneura* du Permotrias d'Australie voisin du *Schiz. gondwanensis* montrant deux courts épis très compacts encore attachés à une tige feuillée, et qui eût été fort intéressant si l'on avait pu discerner la constitution de ces épis; mais la conservation en est malheureusement trop imparfaite pour qu'on puisse en tirer aucun renseignement utile sur la structure de l'appareil fructificateur et préciser ainsi les affinités de ce genre.

Je mentionnerai seulement un type générique nouveau que j'ai observé dans la flore rhétienne du Tonkin, constitué par des fragments de tiges rompus aux nœuds et par conséquent ne montrant jamais qu'un verticille foliaire, composé d'une vingtaine de feuilles lancéolées-spatulées, étalées en rosette, dont l'aspect général et la disposition rappellent ainsi les *Annularia* paléozoïques; j'ai donné à ce

¹⁾ Progressus rei botanicæ, I, p. 145.

type le nom d'*Annulariopsis*. Peut-être faut-il en rapprocher une forme du Permotrias de l'Inde rapportée à tort aux Fougères par O. Feistmantel sous le nom d'*Actinopteris bengalensis* et que j'ai indiquée comme devant appartenir aux Equisétinées, et comme constituant vraisemblablement un genre nouveau.

Pour toutes ces formes, abstraction faite de celles qui font partie du genre *Equisetum*, de nouveaux renseignements seraient infiniment désirables.

Lycopodinées.

D'intéressantes constatations ont été faites en ce qui touche les Lycopodinées, sur des échantillons provenant du Trias inférieur: certaines d'entre elles tendent à montrer que quelques-uns des types arborescents de Lycopodinées paléozoïques qu'on croyait avoir définitivement disparu au cours de l'époque permienne ont persisté jusqu'au début de la période secondaire et ont laissé des traces de leur présence dans le Grès bigarré: je citerai tout d'abord un échantillon recueilli par M. Nicklès aux environs de Baccarat et signalé par M. Fliche, qui l'a décrit prudemment sous le nom générique de *Stigmarites*, pour ne pas affirmer son attribution au genre *Stigmaria*; mais il ne diffère par aucun caractère, ni comme taille ni comme disposition des cicatrices, des *Stigmaria ficoides* typiques de la flore carbonifère, et l'on est fondé à penser qu'il s'agit là de l'appareil souterrain de quelque Lépidodendrée ou Sigillariée proche parente de celles de l'époque houillère. En outre l'examen attentif qu'a fait M. Fliche de certains échantillons provenant également du Grès bigarré et décrits par Schimper et Mougéot comme tiges de Fougères, l'ont convaincu qu'il faut beaucoup plutôt voir en eux des tiges de Lycopodinées arborescentes; tel est le cas notamment pour le *Caulopteris tessellata*, dont les cicatrices foliaires renferment à leur intérieur des cicatricules de nature à le faire classer avec une grande probabilité parmi les Lépidodendrées.

D'autre part, MM. Potonié et de Solms-Laubach ont remis en lumière, ont même, pour ainsi dire, découvert à nouveau, tant il était tombé dans l'oubli, un type particulier de tiges, observé dès 1839 dans le Grès bigarré de Bernburg par Münster, qui l'avait décrit sous le nom de *Sigillaria Sternbergi*, et pour lequel Corda a proposé ensuite le nom générique de *Pleuromeia*: il est constitué par des tiges de 9 à 10 cm. de diamètre, hautes de 1 mètre et plus, toujours simples à ce qu'il semble, portant à leur surface de grandes cicatrices foliaires

rhomboïdales semblables à celles des Sigillaires sans côtes du groupe *Clathraria*, mais ne paraissant pas rangées en files verticales nettes; ces cicatrices renferment à leur intérieur trois cicatricules, dont les deux latérales, très fortes, présentent l'aspect de deux triangles isocèles accolés par leurs bases (fig. 2). A leur partie inférieure ces tiges se divisent, par deux dichotomies successives extrêmement rapprochées, en quatre branches très courtes, qui se relèvent vers le haut (fig. 3) et tendent parfois à se dichotomiser à nouveau à leur extrémité: à la surface de ces branches s'observent des cicatrices semblables à celles des *Stigmaria*, mais plus petites et plus serrées, auxquelles s'attachent

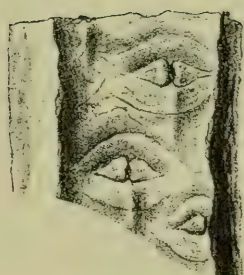


Fig. 2. *Pleuromeia Sternbergi* Münster (sp.). Emprunte d'un fragment de tige; gr. nat. D'après le Cte de Solms-Laubach.

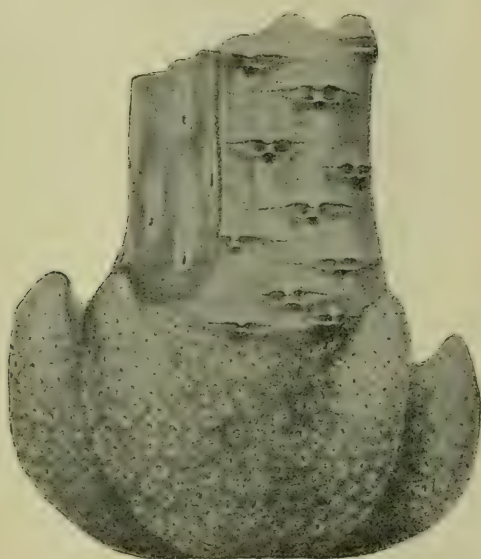


Fig. 3. *Pleuromeia Sternbergi* Münster (sp.). Base d'une tige; aux $\frac{2}{3}$ de gr. nat. D'après Bischof.

des appendices radiculaires plus grêles et plus courts que ceux des *Stigmaria*, comparables aux racines des *Isoetes*. Dans les mêmes gisements on rencontre de grands cônes, que les cicatrices sous-corticales de leur axe permettent de rapporter à ces tiges de *Pleuromeia*; ces cônes, apparemment terminaux, étaient formés de fortes écailles orbiculaires (fig. 4) portant un gros sporange à contour ovale qui semble fixé sur leur face dorsale, quelque doute pouvant toutefois subsister sur ce dernier point.

Il semble qu'on ait affaire là à un type affine aux Sigillariées ou plutôt peut-être aux Lépidoendrées, à raison de la disposition des cicatrices foliaires et de ce fait que les cicatrices sous-corticales sont simples et linéaires, mais beaucoup plus allongées que celles des Lé-

pidodendrées houillères. En même temps l'appareil radiculaire rappelle celui des *Isoetes*, et l'on peut se demander avec MM. Scott et Hill si les *Pleuromeia*, dont M. Potonié a fait un groupe spécial, les Pleuroméiacées, ne seraient pas intermédiaires entre les grandes Lycopodinéées paléozoïques et les *Isoetes* qui présentent avec celles-ci, au point de vue de la structure, des affinités marquées.



Fig. 4. *Pleuromeia Sternbergi* Münster (sp.). Fragment de cône terminal; gr. nat.
D'après Bischof.

Une seconde espèce de ce genre a été observée dans le Grès bigarré de Commern par M. Blanckenhorn, qui avait également vu tout d'abord en elle une Sigillaire sans côtes, et M. Fliche a retrouvé au sommet du Trias moyen des environs de Lunéville des fragments d'appareils radiculaires appartenant à ce même type.

A raison même des analogies qui semblent de nature à faire rapprocher les *Pleuromeia* des *Isoetes*, et comme diminuant un peu l'intervalle entre les uns et les autres, je mentionnerai immédiatement la découverte qu'a faite le M^{is} de Saporta, dans l'Urgonien de Cercal en Portugal, d'un représentant non douteux de ce dernier genre, qui n'avait été observé encore que dans le Tertiaire.

Quant aux Lycopodinéées herbacées comparables aux Lycopodes et aux Sélaginelles, on trouve, répartis çà et là dans les formations secondaires, une série de jalons, qui semblent bien relier les *Lycopodites* ou *Selaginellites* de l'époque carbonifère aux formes similaires du Tertiaire et aux formes actuellement vivantes, et quelques espèces nouvelles de ces mêmes types ont été rencontrées à différents niveaux. La seule observation qui mérite d'être mentionnée en ce qui les concerne a trait aux *Najadites* du Rhétien d'Angleterre, qui, rapprochés tout d'abord des *Najas*, avaient été ensuite comparés aux *Fontinalis* et rangés dans les Mousses: l'étude de nouveaux échantillons a permis à Miss Sollas de reconnaître, à l'aisselle des feuilles, des sporanges renfermant de nombreuses petites spores groupées en tétrades et d'établir qu'il s'agissait là d'une Lycopodiaceée aquatique, comparable, à ce qu'il semble, à certaines formes actuelles de *Lycopodium*.

Fougères.

La plupart des échantillons de Fougères fossiles se présentant sous la forme de fragments de pennes stériles, il a fallu, comme on sait, les classer dans des cadres spéciaux établis d'après le mode de découpe du limbe et d'après les caractères de la nervation; mais le paléobotaniste a toujours pour objectif la découverte de spécimens fertiles et la détermination des affinités réelles des formes fossiles ainsi que de la place à leur assigner dans les cadres établis, pour les Fougères vivantes, d'après la constitution des fructifications. A ce point de vue les Fougères des temps secondaires ont fait l'objet de nombreuses observations nouvelles qui ont donné des résultats d'un réel intérêt: d'une part, l'étude d'échantillons plus complets, montrant des fructifications bien conservées, a permis de ranger bon nombre d'entre d'elles à leur place définitive dans la classification naturelle; d'autre part, certains types génériques vivants ont été reconnus avec certitude à l'état fossile à différents niveaux de la série secondaire.

Je résumerai tout d'abord les constatations nouvelles qui ont pu être faites dans cet ordre d'idées, et j'indiquerai ensuite les observations de quelque intérêt auxquelles ont donné lieu les formes connues seulement à l'état de frondes stériles.

Je mentionnerai, pour commencer, une Hyménophyllée probable observée par M. Raciborski dans les argiles réfractaires du Lias de Cracovie, et dans laquelle il semblerait naturel de voir un *Trichomanes*, si l'attribution ne demeurerait quelque peu douteuse faute d'avoir pu examiner les sporanges eux-mêmes et reconnaître leur mode d'attache, de sorte qu'il ne serait pas impossible qu'on eût affaire là, par exemple, à une Davalliée.

Les Gleichéniées, largement répandues dans le Crétacé, se sont montrées, en tout cas, représentées dans ces mêmes couches liasiques de Cracovie par un *Gleichenia* bien reconnaissable à ses fructifications en même temps qu'à sa ramification dichotome, et il y a tout lieu de penser qu'il faut de même leur rapporter certaines frondes pécop-téroïdes du Trias supérieur de l'Autriche ainsi que de la Virginie, classées par Stur sous le nom générique d'*Oligocarpia* et par M. Fontaine sous celui de *Mertensides* d'après les caractères de leurs fructifications; un échantillon semblable recueilli dans le gisement classique de la Neue Welt près Bâle a même été classé purement et simplement comme *Gleichenia* par M. Leuthardt; toutefois ces frondes ne paraissent pas offrir la partition dichotomique caractéris-

tique des formes actuelles et constatée également chez les formes du Lias et du Crétacé.

Les Matoniées, que M. Seward regarde comme devant constituer une famille spéciale, et qui ne comptent plus aujourd'hui que deux espèces du genre *Matonia*, à aire d'extension très limitée, ont été beaucoup plus largement représentées à l'époque secondaire: j'ai montré d'une part que les *Laccopteris*, répandus depuis l'époque rhétienne jusqu'au début de l'époque crétacée, et dont les frondes pédalées sont constituées, ainsi que l'avait déjà reconnu Schenk, sur le même plan que celles du *Matonia pectinata*, offraient également, par la constitution et la disposition de leurs sporanges, les ressemblances les plus étroites avec cette espèce, à part toutefois l'absence probable d'indusie. M. Seward a fait voir, d'autre part, qu'il fallait rattacher au même groupe divers autres types génériques de la flore secondaire, tels notamment que *Microdictyon*, *Gutbiera* et *Matonidium*, et M. Krasser a observé dans le Cénomanien de la Moravie une forme si manifestement voisine de l'espèce vivante de la péninsule malaise, qu'il a pu la rapporter franchement au genre *Matonia*. Les formes vivantes semblent ainsi n'être que les derniers survivants d'un groupe jadis beaucoup plus riche et qui a joué un rôle appréciable dans la végétation de la période secondaire.

Les Cyathéacées avaient été depuis longtemps signalées à l'époque oolithique, représentées par des *Dicksonia* et des *Thyrsopteris*. Le premier de ces deux genres a été retrouvé dans le Lias, sous forme de frondes fertiles bien caractérisées, à savoir dans les argiles liasiques de la région de Cracovie et dans le Lias inférieur de l'île de Bornholm; on en a, en outre, observé d'assez nombreuses formes dans les couches tant crétacées que jurassiques de l'Europe, de la Sibérie, de la Chine, du Japon et des Etats-Unis, et l'on a reconnu qu'il fallait bien décidément lui rapporter les tiges arborescentes primitivement classées comme *Protopteris* qui se rencontrent aux mêmes niveaux.

Il faut placer à côté du genre *Dicksonia* un genre nouveau, établi par M. Raciborski sous le nom de *Gonatosorus* sur des échantillons fertiles du Lias de Cracovie et caractérisé par la présence, sur chaque pinnule, d'un sore unique, placé à la base du limbe, sur le bord antérieur, et muni d'une indusie bivalve; mais peut-être ne faut-il voir dans ce type, ainsi que l'a fait remarquer l'auteur lui-même, qu'un simple sous-genre plutôt qu'un genre réellement distinct des *Dicksonia*.

Quand au genre *Thyrsopteris*, il a été également cité dans ces dernières années comme largement représenté surtout dans les dépôts

infracrétacés des Etats-Unis; mais l'attribution ne repose, pour la plupart des espèces ainsi dénommées, que sur la ressemblance de leurs frondes stériles avec les frondes, soit de l'espèce actuelle, soit des quelques espèces fossiles réellement reconnues pour appartenir à ce genre, et cette détermination un peu hâtive peut d'autant moins être acceptée comme sûre, que, pour certaines espèces jurassiques ou crétacées rapportées dans les mêmes conditions aux *Thyrsopteris*, la découverte ultérieure d'échantillons fertiles est venue montrer qu'elles n'appartenaient nullement à ce type générique.

Je dois ajouter, au surplus, que même pour les espèces qui semblaient le plus légitimement classées comme *Thyrsopteris*, M. Seward a émis des doutes sur l'attribution, en faisant remarquer que l'on observait parfois dans le genre *Dicksonia* des pennes fertiles presque dépourvues de limbe, et qu'il pourrait s'agir de formes similaires; aussi a-t-il préféré retenir pour ces espèces fossiles le nom générique de *Coniopteris* qui ne préjuge pas d'identification avec un genre vivant plutôt qu'avec l'autre.

Le genre *Alsophila*, qui n'était connu que dans le Tertiaire, a été observé par M. Raciborski, avec des pennes fertiles reconnaissables, dans les argiles réfractaires du Lias de Cracovie; il reste à le retrouver dans l'Oolithe et dans le Crétacé.

Enfin il faut signaler comme appartenant aux Cyathéacées quelques tiges arborescentes du Crétacé de la Bohême décrites sous les noms génériques d'*Alsophilina* et d'*Oncopteris*, caractérisées par des coussinets foliaires arrondis ou hexagonaux, marqués à leur partie supérieure de deux cicatrices en fer en cheval tournant leur ouverture l'une vers l'autre et accompagnées en dessous d'une série de cicatrices ponctiformes disposées en arc concave vers le haut: on a vraisemblablement affaire là à un type affine aux Dicksoniées, mais n'existant plus aujourd'hui.

Il faut probablement ranger parmi les Polypodiacées le genre *Onychiopsis*, établi par M. Yokoyama sur des échantillons fertiles trouvés par lui dans le Jurassique du Japon et appartenant à une espèce primitivement décrite par Geyler sous le nom de *Thyrsopteris elongata*; ces échantillons, ainsi que ceux étudiés par M. Seward, appartenant au *Sphenopteris Mantelli* de l'Infracrétacé, montrent les portions fertiles des pennes assez différentes des portions stériles, composées de pinnules ovales-lancéolées, à bords enroulés en dessous, et très analogues d'aspect à celles des *Onychium* ou du *Cryptogramme crispa* de la flore actuelle; toutefois les sporanges eux-mêmes n'ont pas été observés, et l'attribution définitive demeure en conséquence un peu incertaine.

Quelques genres vivants de Polypodiacées ont du reste été signalés dans la flore secondaire, à savoir notamment un *Polypodium*, d'attribution en effet très probable, rencontré dans les couches jurassiques de l'Orégon, et d'assez nombreux *Aspidium*, observés par M. Fontaine dans la série infracrétacée de la *Potomac Formation*, représentés par des fragments de frondes fertiles à sores visiblement indusés, mais sur la constitution des sporanges desquels on regrette de n'avoir pas de renseignements plus précis. Les couches albiennes de Buarcos, en Portugal, ont fourni au M^{is} de Saporta des fragments de frondes stériles qu'il a rapportés au genre *Adiantum* et qui semblent en effet devoir être classés sous ce nom, tant ils ressemblent à certaines espèces vivantes de ce genre. Enfin, dans le Cénomanien, M. Velenovsky a observé des formes assimilables aux *Pteris*, aux *Asplenium*, aux *Acrostichum*, et parmi ces dernières une espèce alliée de très près, à ce qu'il semble, au *Rhipidopteris peltata* actuel.

Il convient de faire une place à part et de s'arrêter un peu plus longuement à une série de types génériques qui ont été reconnus pour offrir des affinités plus ou moins étroites avec les *Dipteris*, regardés par MM. Seward et Dale comme devant constituer une famille distincte, les Diptéridinées, à raison des caractères particuliers qu'ils présentent, tant en ce qui touche la structure anatomique de leurs tiges que le mode de division de leurs frondes et la constitution de leurs fructifications. Il s'agit tout d'abord des genres *Protorhipis* et *Hausmannia*, rencontrés à différents niveaux depuis le Lias inférieur jusque vers le milieu du Crétacé et dont le premier avait semblé au M^{is} de Saporta pouvoir être considéré comme un type proangiospermique, à raison des ressemblances, plus superficielles cependant que réelles, que présentent ses frondes avec certaines feuilles de Dicotylédones. Les échantillons observés par M. Bartholin dans le Lias inférieur de l'île de Bornholm et par moi-même dans le Lias inférieur de Steierdorf ont montré qu'il s'agissait là de frondes apparemment polymorphes, à limbe parfois divisé en deux moitiés indépendantes comme chez les *Dipteris*, et tout à fait analogues à ces derniers tant par leur nervation que par le mode de groupement de leurs sporanges. M. Richter a constaté les mêmes affinités chez les *Hausmannia* du Néocomien de Quedlinburg dont il a fait une étude approfondie, et qui lui ont offert des frondes tantôt simples, échancrées seulement en forme de cœur renversé, tantôt profondément divisées par une série de dichotomies successives, suivant le type spécifique auquel on a affaire; il a trouvé ces frondes encore attachées à de longs rhizômes traçants, et souvent chargées de fructifications tout à fait semblables à celles des *Dipteris*. Ce même type se retrouve encore dans le Cénomanien, représenté par des fragments de frondes à division dichotomique rayonnante, que M. Velenovsky avait rapprochés tout d'abord des

Platyserium, mais que M. Krasser a finalement classés comme *Dipterophyllum*, ces formes du Crétacé étant peut-être déjà génériquement identiques aux *Dipteris* actuels.

Les affinités sont moins accusées, bien qu'on ne puisse les mettre en doute, pour une série d'autres types, comprenant les genres *Dictyophyllum*, *Camptopteris* et *Clathropteris*, qui se montrent dans le Trias supérieur et se poursuivent dans le Rhétien et le Lias inférieur, et dont le premier a persisté jusqu'à l'époque infracrétacée. Brongniart avait, dès 1849, comparé certains d'entre eux, *Camptopteris* notamment, au *Dipteris conjugata*, à raison de la division de la fronde en deux moitiés indépendantes, symétriques par rapport à l'axe du pétiole commun. Chez tous ces genres on retrouve, d'ailleurs, cette division du pétiole en deux branches égales plus ou moins divergentes, sur le bord interne desquelles s'insèrent les axes de pennes successives plus ou moins nombreuses, plus ou moins rapprochées, formant ainsi des frondes pédalées constituées comme celles du *Matonia pectinata* et des *Lacopteris*, mais offrant en général un port tout autre, les pennes primaires, tantôt libres, tantôt plus ou moins longuement soudées entre elles à leur base, ne s'étalant généralement pas dans un plan vertical passant par le pétiole.

Divers échantillons bien conservés recueillis en Suède et étudiés par M. Nathorst ont permis en effet de se rendre bien compte du port de ces frondes, qui était, du reste, quelque peu variable d'une espèce à l'autre. Je mentionnerai en particulier, à raison de l'aspect insolite qu'il devait offrir, le *Camptopteris spiralis* du Rhétien de Scanie, chez lequel (fig. 5) les deux branches issues de la bifurcation du pétiole sous un angle très faible, se dressaient presque parallèlement l'une à l'autre en se tordant plusieurs fois sur elles-mêmes, chacune d'elles pouvant, avec une longueur d'une quarantaine de centimètres, porter jusqu'à 150 ou 160 pennes primaires, libres jusqu'à leur base, disposées, à raison de cette torsion, le long d'une hélice à quatre ou cinq tours et formant ainsi une sorte de buisson à disposition hélicoïdale dont on ne retrouve l'analogue chez aucune autre espèce. Chez d'autres, comme chez le *Dictyophyllum exile* de la même provenance, la torsion des branches du rachis n'était que partielle et avait seulement pour effet de reporter sur le bord externe apparent de la bifurcation les pennes primaires issues en réalité du bord interne. Il en était de même chez le *Dict. Nathorsti*, du Rhétien du Tonkin, dont les frondes s'étalaient sans doute dans un plan plus ou moins perpendiculaire au pétiole, conformément à ce qu'on observe chez l'*Adiantum pedatum* actuel, tandis que celles du *Clathropteris platyphylla*, dont les gîtes de charbon du Tonkin m'ont également fourni de magnifiques spécimens, devaient s'enrouler sur elles-mêmes en forme de cornet presque fermé.

Le grand nombre d'échantillons qui ont été ainsi recueillis depuis un certain nombre d'années, appartenant aux différentes espèces comprises dans les trois genres précités, a permis finalement de se rendre un compte exact de la constitution de leurs frondes, et en même temps de leur mode de fructification, et c'est maintenant l'un des groupes les mieux connus parmi les Fougères fossiles. Chez ces



Fig. 5. *Camptopteris spiralis* Nathorst. Fronde restaurée, au $\frac{1}{4}$ de gr. nat. D'après Nathorst.

divers genres, les frondes fertiles montrent des sporanges annelés réunis par petits groupes très nombreux, répartis sur toute la surface du limbe, à peu près comme chez le *Dipteris conjugata*; toutefois les sporanges sont moins nombreux dans chaque sore et sensiblement plus gros que chez les *Dipteris*, et de plus on ne peut affirmer qu'il y ait identité complète dans la position de l'anneau. Pour ces motifs, et à raison aussi des différences que présente le mode de division

des frondes, M. Nathorst hésite un peu à admettre le rattachement immédiat de ces genres aux Diptéridinées, proposé par MM. Seward et Dale, et il préférerait, provisoirement du moins, les grouper à part, sous le nom de Camptoptéridinées. Mais qu'on en fasse un groupe spécial à côté des Diptéridinées, avec lesquelles ils ont certainement de grandes affinités, ou qu'on les réunisse franchement à celles-ci, il est impossible de ne pas remarquer avec MM. Seward et Dale les analogies qu'ils offrent en même temps, au point de vue de la constitution des frondes, avec les Matoniées, largement représentées, elles aussi, aux mêmes époques géologiques, et dont les derniers survivants sont précisément cantonnés aujourd'hui dans la même région que les *Dipteris*, comme si les unes et les autres avaient partagé la même destinée.

Les Schizéacées, connues depuis longtemps pour avoir été représentées dans la flore crétacée par le genre *Lygodium*, se sont enrichies d'un type générique nouveau, établi par M. Raciborski, sous le nom de *Klukia*, pour certains *Pecopteris* jurassiques, tels notamment que *Pec. exilis* Phillips; il en a été trouvé dans le Lias de Cracovie des spécimens fertiles, montrant sous chaque pinnule deux séries de sporanges couchés sur le limbe de part et d'autre de la nervure médiane, et tournant leur anneau apical à la fois vers cette nervure et vers la base de la pinnule (fig. 6). La disposition de ces sporanges est ainsi tout à fait conforme à celle que l'on observe dans le genre *Senftenbergia* de la flore houillère, la seule différence, pour ainsi dire, consistant en ce que chez ce dernier genre la calotte apicale est à plusieurs étages de cellules, particularité qui se retrouve parfois, comme je l'ai montré, chez les *Lygodium*, tandis que les sporanges des *Klukia* offrent le type normal des sporanges de Schizéacées, leur calotte apicale étant formée d'un seul rang de cellules toutes égales.

Il y a lieu de mentionner en outre comme appartenant probablement, mais non sûrement, aux Schizéacées, le nouveau genre *Ruffordia*, créé par M. Seward sur des échantillons fructifiés d'un *Sphenopteris* du Wealdien d'Angleterre, d'après lesquels les frondes de cette espèce auraient été constituées comme celles des *Aneimia*, portant à leur base, au dessous de la portion médiane stérile, deux pennes fertiles à limbe très réduit; mais la constitution des sporanges n'ayant pu être déterminée, on ne saurait, malgré cette ressemblance, affirmer qu'il s'agisse bien là d'une Schizéacée.



Fig. 6. *Klukia exilis* Phillips (sp.). Pinnules fertiles, grossies 8 fois. D'après Raciborski.

Les Osmondacées, qu'on connaissait dans le Crétacé, représentées par des espèces du genre *Osmunda*, seul observé à l'état fossile, ont été retrouvées beaucoup plus bas, avec des formes appartenant non seulement aux *Osmunda*, mais aux *Todea*. B. Renault a reconnu tout d'abord comme appartenant à ce dernier genre une Pécoptéridée du groupe des *Cladophlebis* provenant des couches rhétiennes ou liasiques du Queensland, et Schenk a un peu plus tard observé également des sporanges d'Osmondacées sur les pinnules, non modifiées, de Pécoptéridées rhétiennes ou jurassiques de ce même type, classées précédemment comme *Acrostichites*; il en a été ainsi notamment pour le *Clad. Williamsoni*, l'une des espèces les plus typiques de la flore oolithique, et j'ai fait la même constatation sur des échantillons du Tonkin appartenant au *Clad. Raesserti*, si largement répandu dans le Rhétien, et classé souvent sous le nom générique d'*Asplenites* ou même d'*Asplenium*. Il y a lieu de penser, d'après cela, qu'il faut également rapporter au genre *Todea* une partie au moins des *Cladophlebis* observés dans le Trias supérieur et que leurs fructifications abondantes, couvrant parfois toute la face inférieure du limbe, avaient fait classer par divers auteurs comme *Acrostichites*. Cet exemple montre, d'ailleurs, la nécessité de s'assurer de la constitution des sporanges, les observations portant seulement sur la disposition générale des sores ayant fait, suivant le développement de ceux-ci, classer tantôt comme *Asplenites* et tantôt comme *Acrostichites* des espèces qui appartenaient en réalité aux Osmondacées.

Le genre *Osmunda* a été lui-même observé par M. Raciborski dans le Lias de la région de Cracovie, représenté par des pennes stériles dépourvues de limbe, mais chargées de sporanges bien caractérisés, et de nouvelles formes spécifiques en ont été rencontrées en outre dans l'Infracrétacé des Etats-Unis.

Enfin je dois mentionner la rencontre faite dans l'Infracrétacé du Canada d'un fort rhizôme à structure conservée, décrit par M. Penhallow sous le nom d'*Osmundites skidegatensis*, et qui appartient certainement à une Osmondacée, probablement au genre *Osmunda* plutôt qu'au genre *Todea*.

Les Marattiacées n'ont donné lieu, pour la période secondaire, qu'à un petit nombre d'observations de nature à être signalées: elles consistent principalement dans la constatation de l'existence, à des époques relativement anciennes, de genres actuellement vivants, à savoir des deux genres *Marattia* et *Danaea*. L'étude d'échantillons bien conservés de *Teniopteris Münsteri* des couches rhétiennes, soit de la Pologne, soit du Tonkin, étudiés par M. Raciborski et par moi-même, a en effet confirmé bien nettement l'attribution que Schimper avait déjà faite de cette espèce au genre *Marattia*.

Quant au genre *Danæa*, il a été reconnu par M. Raciborski dans les couches liasiques des environs de Cracovie, avec des penes fertiles bien caractérisées.

D'autre part, le genre *Asterotheca*, si répandu à l'époque stéphanienne et permienne, et déjà retrouvé par Heer dans le Trias supérieur de Suisse, s'est montré également dans les couches triasiques supérieures de la Virginie, et jusque dans le Rhétien du Tonkin, représenté par une espèce sur laquelle j'ai pu constater la parfaite identité de constitution des synangium avec ceux des formes houillères.

En dehors des observations qui ont permis de ranger avec une certitude plus ou moins formelle un certain nombre de Fougères fossiles de la flore secondaire dans des familles actuellement vivantes, je dois citer encore, comme ayant fait faire un pas utile à nos connaissances, la découverte qu'a faite M. Raciborski dans ces mêmes couches liasiques de Cracovie, si riches en échantillons intéressants, de frondes fertiles appartenant à des types dont l'attribution aux Fougères ne laissait pas de soulever quelques doutes. Je veux parler des genres *Thinnfeldia* et *Otenis*, le premier étant entendu dans le sens étroit qui doit lui être donné, et exclusion faite des formes du Crétacé d'Amérique qui lui ont été abusivement rapportées. Chez le *Thinnfeldia rhomboidalis*, type du genre ainsi compris, M. Raciborski a observé de larges sores arrondis, situés vers la base des pinnules de part et d'autre de la nervure médiane, mais paraissant enfoncés dans une dépression du limbe et peut-être recouverts d'une indusie plus ou moins épaisse, sur lesquels en tout cas on ne peut reconnaître la constitution des sporanges, de sorte que la place exacte à donner à ce genre demeure encore indéterminée.

L'indécision est plus grande pour les *Otenis*, chez lesquels M. Raciborski a observé seulement de fortes ponctuations arrondies plus ou moins saillantes, rangées en files dans les mailles formées par l'anastomose des nervures, mais régulièrement cantonnées tantôt sur la moitié inférieure des pinnules, tantôt sur leur portion supérieure, suivant les espèces. M. Raciborski présume, à raison notamment de cette constance de position, qu'il s'agit là de sores, probablement enfermés dans une indusie close comme ceux des *Diacalpe*, et Staub, qui a fait les mêmes constatations sur une espèce du Lias inférieur de Hongrie, croit également à des fructifications de Fougères. Toutefois la situation des sores en dehors des nervures et non sur elles, jointe à l'apparence cycadéenne de ces frondes, qui font songer, sauf l'anastomose de leurs nervures, à des *Encephalartos* à folioles entières bien plus qu'à des Fougères, ne permet d'accepter encore le rattachement des *Otenis* aux Fougères que sous bénéfice d'inventaire.

Quant aux types génériques nouveaux établis sur des frondes simplement stériles, il ne me paraît utile d'en mentionner qu'un seul, à raison du mode particulier de division de sa fronde, qui mérite de fixer l'attention: c'est le genre *Phlebomeris*, créé par le M^{is} de Saprota pour des échantillons de l'Albien du Portugal, dont le plus complet (fig. 7) montre un rachis terminé à sa partie supérieure par trois pennes simplement pinnées, l'une médiane et deux latérales, et portant



Fig. 7. *Phlebomeris spectanda* Saprota. Fronde réduite aux $\frac{3}{4}$ de gr. nat. D'après Saprota.

un peu plus bas deux pennes primaires opposées, composées chacune d'une série de pennes simplement pinnées, insérées sur le rachis en disposition pédalée, de sorte que ces pennes primaires affectent ainsi l'aspect de moitiés de frondes de *Matonia pectinata*. Les pinnules sont parcourues par une nervure médiane, avec des nervures secondaires irrégulièrement anastomosées en assez grandes aréoles. En l'absence de fructifications, la place de ce genre reste naturellement incertaine, mais c'est aux Matoniées qu'il semble le plus naturel de songer, étant donné cette constitution particulière de la fronde.

Il me reste à signaler quelques observations faites sur des échantillons stériles d'attribution peut-être un peu incise, et qui, si elles laissent pendante la question de la place à leur assigner, n'en ont pas moins fourni des renseignements nouveaux qui méritent d'être enregistrés. Je veux parler des *Glossopteris*, si largement répandus à l'époque permotriasique, et sans doute même dès avant la fin de l'époque houillère, dans les dépôts de la région australo-indienne et austro-africaine: on trouve presque constamment, associés à leurs frondes, des axes aplatis marqués d'un ou plusieurs sillons longitudinaux recoupés de place en place par des plis ou sillons transversaux, dont l'interprétation était demeurée énigmatique et que l'on désignait sous le nom générique de *Vertebraria*; les recherches que j'ai faites sur des échantillons provenant du Transvaal m'ont permis d'établir qu'on avait affaire là aux rhizômes des *Glossopteris*, formés d'un axe plein muni d'ailles longitudinales plus ou moins nombreuses s'anastomosant deux à deux de distance en distance, et offrant ainsi une constitution comparable à celle des rhizômes du *Struthiopteris germanica* actuel. M. Oldham a, d'ailleurs, un peu plus tard, observé également, dans les couches à *Glossopteris* de l'Inde, des frondes de *Gloss. indica* attachées de même à l'extrémité d'un de ces rhizômes.

Je dois dire, d'autre part, que M. R. Etheridge jun. a trouvé les frondes d'une autre espèce, *Gloss. linearis* ou *Gloss. Clarkei*, d'Australie, attachées sur des tiges marquées seulement de cicatrices transversales très rapprochées, sans plis longitudinaux ni transversaux, et n'offrant pas les caractères des *Vertebraria*, d'où il faut conclure que les différentes espèces comprises sous ce même nom générique n'avaient pas toutes des rhizômes constitués de même, ce qui n'a du reste rien de surprenant, les rhizômes de l'*Onoclea sensibilis* et ceux de l'*On. struthiopteris* ou *Struthiopteris germanica* n'étant rien moins qu'identiques.

J'ai reconnu en outre que les *Glossopteris*, ou tout au moins les *Gloss. Browniana* et *Gloss. indica*, avaient eu, comme le *Struthiopteris germanica*, des frondes stériles dimorphes, des feuilles écailleuses de petite taille, mais bien caractérisées par leur nervation, accompagnant presque toujours les feuilles normales. M. Newell Arber a signalé récemment l'association fréquente, à ces feuilles écailleuses, de petits corps ovoïdes à surface finement chagrinée, ressemblant aux sporanges non annelés de certaines Cryptogames vasculaires de la flore houillère ainsi qu'à des sacs polliniques de *Stangeria*, et qu'il présume avoir été attachés aux feuilles en question: on aurait affaire, en ce cas, à un type tout spécial, sans analogie avec aucune Fougère vivante, mais aussi éloigné, semble-t-il, des Cycadinées et des Pteridospermées, dont M. Newell Arber se demande si les *Glossopteris* ne devraient

pas être rapprochés. La question est assez intéressante pour mériter de fixer l'attention, et il est à souhaiter que la récolte d'échantillons plus complets et mieux conservés en donne un jour la solution. Pour le moment, l'interprétation de ces petits corps sporangiformes et leurs relations avec les feuilles écailleuses de *Glossopteris* demeurent trop incertaines pour qu'on puisse formuler aucune conclusion; et, même abstraction faite des apparences de fructifications, malheureusement douteuses aussi, observées sur certaines frondes de *Glossopteris* de type normal, et rappelant les *Polypodium*, il semble que les constatations faites sur les organes végétatifs, frondes et rhizômes, militent en faveur de l'attribution des *Glossopteris* aux Fougères.

Je dois citer en outre, à la suite des *Glossopteris*, un très curieux type provenant des couches vraisemblablement permienues de la Nouvelle-Galles du Sud, et que M. R. Etheridge jun. a décrit, il y a peu d'années, sous le nom générique de *Blechnoxylon*: il présente une tige grêle portant de distance en distance des bouquets de petites frondes, d'un centimètre environ de longueur, à contour ovalé-linéaire, ressemblant à des frondes minuscules de *Glossopteris*, mais à nervures latérales non anastomosées, et comprenant entre elles des feuilles écailleuses très réduites. A la face inférieure de quelques-unes de ces frondes, dont le mode de groupement rappelle l'*Oleandra neriiformis*, M. R. Etheridge croit avoir observé des restes de sporanges, malheureusement assez incertains. Ce qu'il y a de remarquable, c'est la présence, dans la tige, d'un anneau de bois secondaire centrifuge, mais à l'intérieur duquel existe malheureusement un vide central provenant de la destruction des tissus; on ne peut donc, la constitution de la région axiale demeurant inconnue, se rendre compte si ce type singulier doit être rapproché, au point de vue de la structure de l'appareil libéroligneux, des *Botrychium* et des *Helminthostachys*, qui possèdent également un bois secondaire, ou bien des Cycadofilicinées. La question serait d'autant plus intéressante à résoudre, que l'on peut se demander si ce *Blechnoxylon talbragarens* n'a pas quelques rapports, étant donné ses frondes semblables à celles des *Glossopteris* par leur dimorphisme comme par leur forme générale, avec ce genre *Glossopteris*, qui a joué un rôle si important dans la végétation d'une partie du globe à la fin des temps primaires. Il serait à souhaiter que le gisement qui a fourni ces spécimens de *Blechnoxylon* à structure conservée fût exploré sérieusement, dans l'espoir d'y trouver d'autres échantillons plus complets du même genre, peut-être aussi de *Glossopteris*, susceptibles de nous éclairer sur leurs véritables affinités.

Je dois ajouter que ce type d'apparence anormale, qui appartient d'ailleurs à la flore paléozoïque, est le seul, parmi ceux dont j'ai à m'occuper ici, pour lequel les observations faites suggèrent une

parenté possible avec les Cycadofilicinées; mais ce n'est pas à dire pour cela qu'on puisse enregistrer définitivement comme Fougères toutes les frondes filicoïdes appartenant à la flore secondaire. C'est ainsi, notamment, que l'on peut hésiter sur le classement des *Neuropteridium* du Trias inférieur, à raison des analogies qu'ils ont avec les *Neuropteris* houillers, lesquels sont des Ptéridospermées; étant donné cependant le port des *Neuropteridium* du Grès bigarré de Commern décrits par M. Blanckenhorn, et si semblables d'aspect à nombre de nos Fougères herbacées actuelles, avec leurs frondes simplement pinnées portées par une souche assez peu volumineuse, il semble bien que leurs véritables affinités soient du côté des Fougères plutôt que des Névroptéridées; il est même fort possible que, comme l'ont pensé Schimper et M. Blanckenhorn, les *Crematopteris* représentent leurs frondes fertiles, mais de nouvelles observations seraient nécessaires pour le démontrer.

La question d'attribution peut également se poser pour certains genres jurassiques, tels, par exemple, que *Cycadopteris* et *Lomatopteris*, ces derniers ne laissant pas de rappeler à beaucoup d'égards les *Callipteris* permien, qu'on sait maintenant, grâce aux recherches de M. Grand'Eury, avoir porté des graines. Il est vrai, d'autre part, que ces deux types génériques paraissent avoir de très étroites affinités avec les *Thinnfeldia*, dont l'attribution aux Fougères paraît définitivement établie par les observations de M. Raciborski que j'ai rapportées plus haut.

L'attribution reste encore douteuse, ainsi que je l'ai dit, pour le genre *Ctenis*, avec ses apparences cycadéennes si accentuées, et pour les *Ctenopteris*, dont l'attribution aux Cycadinées a semblé si probable à M. Nathorst qu'il proposé de substituer à ce nom celui de *Ctenozamites*. Il en est de même encore pour le genre *Zamiopsis*, de l'Infra-crétacé du Canada, dont M. Fontaine, qui l'a créé, signale lui-même le caractère cycadéen autant que filicoïde, et dont les frondes, avec leurs pinnules dentelées, font en effet songer à ce que pourraient être des *Encephalartos* bipinnés plutôt qu'à des Fougères.

Enfin la question est depuis longtemps pendante pour les *Teniopteris*, parmi lesquels, à côté de formes définitivement reconnues aujourd'hui pour appartenir aux Marattiacées, il n'est pas impossible qu'il se trouve également des frondes de Cycadinées à rapprocher des *Stangeria*, ainsi que l'ont pensé quelques auteurs.

Si d'importants progrès ont été réalisés dans la connaissance des Fougères de la période secondaire, il reste donc encore plus d'un pas à faire en avant, et il m'a semblé qu'après avoir exposé ce que l'on avait appris de nouveau dans ces dernières années, il pouvait n'être pas inutile d'appeler, ainsi que je viens de le faire, l'attention

sur les principaux points qui demeurent encore douteux et qu'il y aurait intérêt à élucider.

Hydroptérides.

On ne connaissait, il y a peu de temps encore, de représentants des genres actuels d'Hydroptérides que dans les couches tertiaires, abstraction faite de l'énigmatique *Sphenoglossum quadrifoliatum* Emons, du Trias supérieur des Etats-Unis, qui suggère l'idée d'un *Marsilia*, mais sur lequel les dernières recherches faites par M. Fontaine n'ont malheureusement jeté aucune lumière nouvelle. Les explorations de MM. Newberry et Hollick sur le Crétacé d'Amérique ont permis de constater l'existence, d'une part du genre *Salvinia* dans les couches crétacées supérieures de l'Etat de Washington, et d'autre part du genre *Marsilia* dans les couches de la série des Iles, qui appartiennent à la région moyenne du Crétacé. Des sporocarpes susceptibles d'être rapportés à ce dernier genre ont été en outre observés par Heer dans le Cénomanién du Groënland ainsi que par M. Velenovsky dans le Cénomanién de la Bohême.

Cycadinées.

De toutes les classes de végétaux fossiles dont j'ai à m'occuper dans le présent exposé, ce sont, comme je l'ai déjà indiqué, les Cycadinées qui ont donné lieu aux observations les plus nouvelles et les plus instructives et au sujet desquelles nos connaissances ont fait les plus grands progrès: à côté des travaux de M. Wieland que j'ai cités plus haut et qu'il faut mettre hors de pair, il y a lieu de mentionner, comme ayant contribué dans une large mesure aux progrès réalisés, ceux de M. de Solms-Laubach, de M. Lignier, de M. Nathorst, ainsi que de M. Lester Ward, qui nous ont beaucoup appris sur la constitution des tiges et des appareils fructificateurs des Cycadinées de la période secondaire, et principalement de celles qui appartiennent à l'ordre des Bennettitées. Mais avant d'aborder l'examen de ce groupe particulier, il convient de rendre compte des observations faites à divers autres points de vue sur les Cycadinées secondaires, sur les rapports d'un certain nombre d'entre elles avec les formes vivantes, ainsi que sur les différents types d'organes foliaires qui leur appartiennent.

On connaît depuis longtemps dans le Rhétien des frondes offrant les caractères extérieurs de frondes de *Cycas*, ainsi que des carpophylles constitués comme ceux de ce genre; M. Compter a trouvé dans le Trias supérieur d'Apolda, en Thuringe, des graines encore attachées sur les bords de fragments de rachis qu'on ne voit pas, il est vrai, s'épanouir en un limbe terminal, mais qui paraissent devoir appartenir à de semblables carpophylles, et qui feraient ainsi remonter ce type des Cycadées proprement dites à une date un peu plus ancienne que celle à laquelle on en avait déjà constaté l'existence. M. Compter rapporte ces fragments d'inflorescences, non au genre *Cycadites*, qui n'a pas, jusqu'ici, été observé dans ce gisement, mais au genre *Sphenozamites*, dont on trouve à Apolda de nombreux débris de frondes: on ne peut toutefois admettre cette attribution que sous réserve, l'association mutuelle ne suffisant pas pour établir la dépendance réciproque.

Sur le même niveau, dans les couches keupériennes de la Neue Welt près de Bâle, M. Leuthardt, confirmant une observation de Heer demeurée un peu douteuse, a signalé des restes de cônes avec des écailles séminifères portant deux graines situées de part et d'autre du pédicelle, qui présentent les caractères d'écailles de cônes de Zamiées et qu'il rapporte, ainsi que Heer l'avait fait, au genre *Pterophyllum*, représenté dans ce gisement avec une extrême abondance.

Dans le Rhétien de Scanie, M. Nathorst a rencontré, d'une part, à Helsingborg, un cône appartenant au genre *Androstrobus*, qui n'avait pas encore été observé aussi bas, c'est à dire un cône mâle constitué comme ceux des Cycadées et des Zamiées actuelles; d'autre part, à Bjuf, des appareils séminifères formés d'un court pédicelle flanqué de deux petites graines, mais prolongé à son sommet en un limbe foliacé semblable à celui des *Podozamites*, au lieu d'être dilaté en bouclier comme chez les écailles de Zamiées; il lui paraît probable, à raison de l'extrême brièveté du pédicelle, qu'il doit s'agir là d'écailles primitivement attachées sur un axe commun, et que les *Podozamites*, auxquels elles semblent devoir être rapportées, se rattacheraient ainsi aux Zamiées.

Des cônes femelles offrant la constitution de ceux des Zamiées, et appartenant au genre *Zamiostrobus*, déjà signalé dans le Jurassique, ont été rencontrés en outre dans l'Infracrétacé, notamment dans l'Albien de l'Argonne, et dans la *Potomac Formation* des Etats-Unis, associés dans ce dernier gisement à des débris d'organes foliaires si semblables à ceux des *Zamia*, que M. Lester Ward les a rapportés à ce genre. M. Nathorst a, de son côté, désigné sous le nom générique de *Zamiophyllum* d'autres frondes appartenant à un type spécifique largement répandu dans l'Infracrétacé, le *Zamioph.*

Buchianum, à raison de la ressemblance frappante qu'elles offrent avec celles de certains *Zamia* vivants.

Sur un horizon un peu plus élevé, dans le Cénomanién de la Bohême, M. Velenovsky a pu faire de nouvelles observations sur le *Microzamia gibba* et s'assurer que les cônes décrits sous ce nom par Corda étaient conformes, comme organisation, à ceux des *Zamiées* actuelles, portant deux graines sur chaque écaille, et non pas trois ou même davantage, ainsi que l'avait cru Corda.

Enfin, les couches cénomaniennes du *Dakota Group*, aux Etats-Unis, ont fourni à Lesquereux une foliole dentée de forme si caractérisée qu'il n'a pas hésité à la ranger dans le genre *Encephalartos*, déjà reconnu à l'état fossile par Saprota dans le Tertiaire de l'Eubée.

En dehors de ces constatations, qui attestent l'existence, à l'époque secondaire, d'un nombre assez notable de formes appartenant, ou tout au moins étroitement alliées à des types actuels de Cycadinées, les frondes fossiles attribuables à cette classe n'ont donné lieu qu'à un petit nombre d'observations de nature à être signalées. Je mentionnerai d'abord celles qu'a faites tout récemment M. Nathorst sur les frondes du Cénomanién du Groënland que Heer avait classées dans le genre *Cycas* et qui semblaient en effet offrir tous les caractères des frondes de ce genre: l'étude attentive d'échantillons bien conservés a montré au savant paléobotaniste de Stockholm que les folioles de ces frondes n'étaient uninerviées qu'en apparence et que la bande médiane qui en représente la nervure était en réalité formée de deux nervures parallèles très rapprochées, faisant saillie sur la face inférieure et laissant entre elles une gouttière longitudinale, dans laquelle sont localisés les stomates. Les deux bandes de limbe extérieures à ces nervures, comprises entre elles et les bords de la foliole, sont entièrement dépourvues de stomates et la cuticule y affecte la même constitution que sur la face supérieure. On a ainsi affaire là à un type générique nettement distinct du genre *Cycas*, auquel M. Nathorst a donné le nom de *Pseudocycas*; mais la position systématique en demeure actuellement indécise, les empreintes associées au *Pseudocycas Steenstrupi* dans lesquelles Heer avait cru reconnaître des carpophylles identiques à ceux des *Cycas* étant en réalité, d'après les constatations faites par M. Seward et M. Nathorst sur les échantillons originaux, trop imparfaitement conservées pour se prêter à une interprétation tant soit peu sûre.

Je citerai encore un autre type générique nouveau, constitué par des débris de frondes du Wealdien d'Angleterre à rachis armé de fortes épines recourbées en arrière au dessus de chacune desquelles s'insère une foliole orbiculaire à nervation rayonnante; M. Seward

l'a décrit sous le nom de *Withamia*, auquel j'ai proposé, à raison de l'emploi qui en avait déjà été fait pour d'autres fossiles végétaux, de substituer celui de *Sewardia*.

Enfin je signalerai, comme offrant un intérêt au point de vue de la répartition géographique des Cycadinées fossiles, les constatations auxquelles ont donné lieu les deux genres *Ptilozamites* et *Dictyozamites*, considérés longtemps comme appartenant en propre à la flore jurassique de l'Inde et comme la différenciant, par leur présence, des flores jurassiques de l'Europe: M. Seward a reconnu qu'il fallait identifier non seulement génériquement, mais probablement même spécifiquement, aux formes comprises dans le premier d'entre eux, des formes connues depuis longtemps sous d'autres noms dans le Jurassique européen. Quant au second, il a été retrouvé successivement dans le Jurassique du Japon par M. Yokoyama, dans le Lias de Bornholm par M. Nathorst, et dans l'Oolithe inférieure d'Angleterre par M. Seward, sous des formes spécifiques peu différentes de celles de l'Inde. La flore cycadéenne de l'époque jurassique apparaît ainsi comme ayant été, d'un point à l'autre du globe, plus parfaitement uniforme encore qu'on ne le supposait.

J'arrive au groupe des Bennettitées, demeuré si longtemps énigmatique et auquel on sait aujourd'hui qu'il faut rapporter non seulement les inflorescences femelles désignées par M. Carruthers sous le nom de *Bennettites* et les troncs de *Cycadeoidea* dont elles dépendent, mais toute une série d'appareils fructificateurs, *Williamsonia* et *Podocarya*, qu'on avait rapprochés des Angiospermes et comparés aux Pandanées. Les Bennettitées ont joué un rôle important à l'époque secondaire, et c'est vraisemblablement à elles qu'appartiennent la majeure partie des frondes de Cycadinées que nous retrouvons éparses dans les dépôts de cette époque.

Le genre *Cycadeoidea*, représenté depuis le Trias jusque dans le Crétacé, comprend des tiges de dimensions et de formes variables, tantôt cylindriques, tantôt et plus souvent bulbiformes, garnies sur toute leur surface de bases de pétioles plus ou moins étroitement imbriquées, à section rhomboïdale allongée dans le sens transversal, et affectant ainsi l'aspect habituel des tiges des Cycadinées vivantes; mais sur un grand nombre d'échantillons, des axes latéraux, disposés en quinconce plus ou moins régulier, s'intercalent entre ces bases de pétioles, laissant après leur chute des cicatrices arrondies entourées d'une série plus ou moins nombreuse de cicatrices rhomboïdales disposées concentriquement autour d'elles et représentant la section transversale des bractées foliacées dont ces axes étaient garnis. Ils se terminaient par une inflorescence ovoïde, étroitement enveloppée par ces bractées, et parfois enfermée encore entre les bases accrescentes

des pétioles, grâce à la protection desquelles elle a été conservée et a pu révéler sa constitution.

C'est d'après l'étude de ces inflorescences que M. Carruthers avait établi en 1868 le genre *Bennettites*, sur des échantillons provenant du Jurassique et de l'Infracrétacé d'Angleterre; mais si le caractère cycadéen des troncs qui les portaient ressortait aussi nettement de leur structure interne que de leur apparence extérieure, les observations relatives à l'appareil fructificateur n'avaient fourni sur lui que des détails insuffisants, et c'est seulement vingt ans plus tard que les recherches faites par le Comte de Solms-Laubach sur les échantillons d'Angleterre ont permis de se rendre un compte exact de sa constitution; ces observations ont été ensuite confirmées et complétées par celles de M. Lignier sur une inflorescence femelle du même type, le *Bennettites Morieri*, trouvée dans l'Oxfordien du Calvados, et dont la parfaite conservation a permis une analyse anatomique détaillée. Mais on n'avait pu étudier qu'un nombre restreint d'échantillons, et la constitution des inflorescences mâles demeurait tout à fait inconnue: M. de Solms avait toutefois découvert des grains de pollen encore enfermés entre les bractées au dessus de l'appareil femelle du *Cycadeoidea etrusca*, un des fossiles qui paraissent avoir le plus anciennement fixé l'attention de l'homme, puisqu'il a été trouvé couronnant le sommet d'une tombe dans une nécropole étrusque; mais si la position de ces grains de pollen donnait à penser que l'appareil mâle avait dû être compris dans la même inflorescence, il n'avait été possible, en l'absence d'aucun autre indice, de faire à cet égard que de simples conjectures, et l'excessive rareté des échantillons susceptibles de se prêter à de semblables recherches ne laissait pas grand espoir de nouveaux renseignements.

On en était là lorsque les récoltes faites aux Etats-Unis sont venues fournir à M. Wieland des matériaux d'étude inespérés: on avait trouvé d'abord un certain nombre de ces troncs de *Cycadeoidea* à structure conservée dans les couches à minerai de fer du Maryland, appartenant à la série infracrétacée du Potomac; mais ce sont les gisements des Black Hills, dans le Dakota méridional et le Wyoming, appartenant au Jurassique supérieur et à la base de l'Infracrétacé, qui ont fourni les plus riches séries en même temps que les spécimens les mieux conservés et les plus intéressants, et le Musée de la Yale University à New Haven en renferme aujourd'hui à lui seul près de 800 échantillons. Un certain nombre d'entre eux affectent la forme de tronçons colonnaires, variant comme diamètre de 25 à 40 centimètres; beaucoup d'autres, à peu près de même grosseur, sont bulbiformes, parfois presque globuleux, et souvent groupés en bouquet, un tronc central se montrant entouré de troncs tantôt un peu plus petits, tantôt de taille presque égale, partant de sa base au nombre de

quatre ou cinq, quelquefois même davantage, étroitement serrés contre lui.

Les bases des pétioles qui couvrent leur surface sont, suivant les espèces, d'ailleurs encore imparfaitement délimitées, de dimensions variables et plus ou moins saillantes, mais toujours chargées plus ou moins abondamment, ainsi que les bractées qui entourent les inflorescences, de poils ramenteux très développés; ces poils diffèrent de ceux qu'on observe souvent chez les Cycadinées vivantes en ce qu'ils affectent la forme d'écailles semblables à celles qu'on voit sur les pétioles et les rachis de beaucoup de Fougères, et ils se montrent souvent composés, en épaisseur, de plusieurs assises de cellules. Ils semblent, du reste, constants chez les Bennettitées, et on les avait observés déjà chez les *Cycadeoidea* provenant des formations secondaires de l'Europe. Mais ils paraissent atteindre leur développement maximum chez une série de troncs de petite taille, ne dépassant pas 20 centimètres de diamètre et 35 centimètres de hauteur, rencontrés dans les couches jurassiques supérieures à *Atlantosaurus* des Black Hills, que M. Lester Ward a distingués sous le nom générique de *Cycadella*, et sur lesquels ils forment un revêtement épais qui en masque absolument la surface.

Les études faites sur tous ces troncs de Bennettitées, quelle qu'en soit la provenance, les ont montrés constitués de même au point de vue anatomique, et offrant, en ce qui touche leur cylindre ligneux, tous les caractères de troncs de Cycadinées: l'axe central est occupé par une moëlle très développée, entourée d'un ou plusieurs anneaux libéroligneux concentriques, comme chez les *Cycas* et les *Encephalartos*, à bois exclusivement centrifuge formé de trachéides scalariformes ou ponctuées. En général l'anneau ligneux est relativement peu épais, et en même temps peu dense, étant traversé par de larges rayons médullaires; toutefois l'une des espèces observées aux États-Unis, *Cycadeoidea Jenneyana*, a offert un bois beaucoup plus serré et plus développé, ressemblant presque à un bois de Cordaïtée, mais qui semble devoir être considéré comme composé d'une série d'anneaux libéroligneux successifs contigus les uns aux autres, sans cependant qu'on puisse encore, faute d'une étude anatomique suffisante, affirmer qu'il en soit réellement ainsi.

La seule différence de quelque importance qu'il y ait lieu de relever dans la constitution de ces troncs de Bennettitées par rapport à ceux des Cycadinées actuelles a trait à la marche des cordons foliaires: il ressort en effet des recherches faites à cet égard que la feuille ne reçoit de la tige qu'un seul faisceau libéroligneux, qui demeure compris dans un plan vertical radial jusqu'au voisinage immédiat de la base du pétiole, où il se divise alors rapidement en plusieurs branches qui aboutissent à la cicatrice d'insertion, tandis

que chez les Cycadinées vivantes chaque feuille reçoit deux faisceaux qui contournent le tronc presque horizontalement sur une étendue variable, le plus souvent sur la moitié du pourtour, avant de se raccorder à l'anneau ligneux; M. de Solms a reconnu toutefois que cette disposition plus simple des traces foliaires qu'on observe chez les *Cycadeoidea* se retrouve dans les pédoncules floraux de certaines Cycadinées vivantes.

Les branches ultimes du cordon foliaire présentent, d'ailleurs, la structure caractéristique des Cycadinées actuelles, comprenant d'une part des éléments ligneux centrifuges et d'autre part des éléments centripètes; et leur arrangement sur la cicatrice foliaire suivant une ligne parallèle au contour de celle-ci, mais se repliant vers le bas en face du milieu du bord supérieur, ne laisse pas de rappeler beaucoup celui qu'on observe à la base des pétioles de plusieurs des espèces actuelles de Cycadinées.

Sur quelques-uns des échantillons recueillis dans les gisements des Black Hills, M. Wieland a eu la bonne fortune de trouver de jeunes feuilles intactes encore en place au sommet de la tige, ou parfois latéralement, naissant adventivement à l'aisselle des bases de pétioles. Ces feuilles lui ont offert une préfoliation érigée, conforme à celle des jeunes feuilles de *Dioon* ou de *Macrozamia*, avec les folioles latérales dressées le long du rachis et tournant leur face dorsale contre lui. Ces folioles présentent les caractères des folioles de Zamitées, avec de nombreuses nervures dichotomes parallèles aux bords du limbe; elles s'effilaient en pointe au sommet et se contractaient légèrement en pédicelle à la base, affectant ainsi une forme générale comparable, suivant M. Wieland, à celle des folioles des *Podozamites* ou des *Ptilophyllum*, mais peut-être susceptible aussi d'être rapprochée de celle qu'on observe chez le *Zamiophyllum Buchianum*, si abondant au niveau d'où provient le *Cycadeoidea ingens*, la principale espèce étudiée à ce point de vue par M. Wieland. Les feuilles de celle-ci portaient le long de leur rachis de 60 à 100 paires de semblables folioles, tandis que celles du *Cycadella ramentosa*, plus petites, ne possédaient que 20 à 30 paires de folioles et devaient ressembler, comme aspect général, à celles du *Zamia floridana*.

Quant aux inflorescences, elles se sont montrées en très grand nombre sur certains échantillons: on en a compté jusqu'à 77 sur un tronc bulbiforme de *Cycadeoidea Mac Bridei*, et l'on a constaté souvent, pour les troncs réunis en bouquet, que les divers troncs d'un même groupe étaient tous également florifères. Un fait intéressant à noter est qu'en général les diverses inflorescences d'un même tronc se présentent les unes et les autres au même degré d'avancement, ou peu s'en faut, et qu'on n'en observe que sur les troncs arrivés à leur

complet développement. On n'a trouvé, d'autre part, aucune trace d'inflorescences anciennes, de sorte qu'il faut admettre que ces inflorescences ne se montraient que sur les plantes déjà âgées, apparaissant simultanément sur toute la hauteur de la tige, depuis sa base jusqu'au voisinage immédiat du sommet, et que la plante mourait vraisemblablement après les avoir portées.

Le plus grand nombre de ces inflorescences paraissent avoir été à la fois mâles et femelles, sans qu'on puisse affirmer que chez

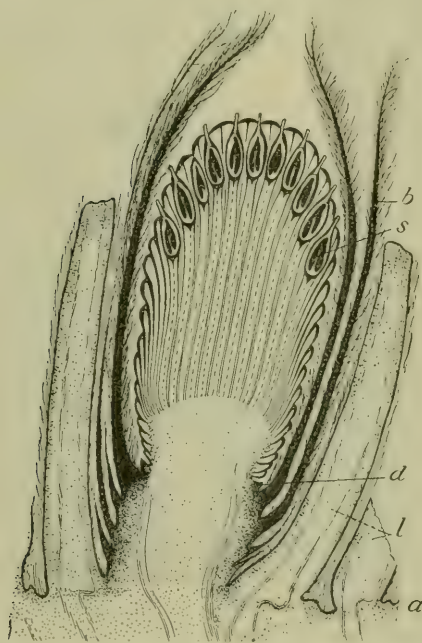


Fig. 8. *Cycadeoidea Wielandi* Ward. Coupe longitudinale d'une inflorescence femelle passant par l'axe de la tige et par l'axe du rameau floral, grossie 1 fois et demie. D'après Wieland.

a, limite externe de l'écorce; *l*, vieilles bases de feuilles; *b*, bractées chargées de poils écailleux; *d*, insertion de l'appareil floral mâle; *s*, graines.

certaines espèces il n'y avait pas avortement d'un des deux appareils sexuels, la plante ayant pu être, en ce cas, tantôt monoïque et tantôt dioïque. L'inflorescence se compose d'un axe naissant à l'aisselle d'une vieille base de feuille, et offrant la même structure que la tige elle-même, à savoir une large moëlle centrale entourée d'un mince anneau libéroligneux d'où partent les faisceaux qui se rendent aux bractées ainsi qu'aux appareils fructificateurs. Cet axe est garni de nombreuses bractées foliacées, toujours simples, à limbe linéaire, parcourues par un petit nombre de faisceaux libéroligneux très réduits,

et abondamment chargées de poils lamelleux semblables à ceux qui garnissent les bases de pétioles. Il se termine par un réceptacle de forme variable, comparable à celui des fleurs de Synanthérées, le plus souvent bombé, comme chez les inflorescences étudiées par MM. Carruthers, de Solms et Lignier et chez le plus grand nombre des échantillons des Etats-Unis, plus rarement conique ou pyriforme, ainsi que M. Wieland l'a reconnu chez certaines espèces. Sur ce réceptacle venaient s'insérer en très grand nombre, étroitement pressés les uns contre les autres, des organes appendiculaires à peu près filiformes sur la plus grande partie de leur longueur, les uns fertiles, pédoncules séminifères, les autres stériles, écailles interséminales, qui paraissent n'être autre chose morphologiquement que des organes foliaires réduits, des bractées modifiées, et qui constituent ensemble l'appareil femelle, affectant généralement une forme ovoïde (fig. 8), quelquefois subglobuleuse ou pyriforme.

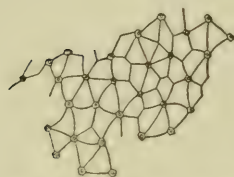


Fig. 9. *Cycadeoidea Wielandi* Ward. Portion de la surface d'une inflorescence femelle à peu près mûre; grossie 3 fois. D'après Wieland.

Les pédoncules séminifères s'élargissent à leur sommet pour porter un ovule, ou une graine ovoïde allongée, qui se termine en un bec effilé traversé par le canal micropylaire. Les écailles interséminales, disposées par cinq ou six autour de chaque pédoncule séminifère, se renflent vers leur sommet en une masse assez fortement lignifiée, et se terminent en un écusson polygonal, de telle façon que la surface externe de l'inflorescence apparaît divisée en petits compartiments triangulaires ou polygonaux, disposés en rosette par cinq ou six autour de

dépansions circulaires rangées en quinconce plus ou moins irrégulier (fig. 9), au fond de chacune desquelles aboutit le bec terminal d'une graine, enfermée entre les écailles avoisinantes.

Dans les inflorescences ovoïdes, à réceptacle hémisphérique ou simplement bombé, la région inférieure de l'inflorescence ne comprend que des écailles stériles, les graines étant surtout développées dans les régions latérales et apicale; dans les inflorescences pyriformes, telles que celle du *Cyc. Marshiana* (fig. 10), à réceptacle très allongé, le sommet de l'inflorescence ne présente, comme la région inférieure, que des écailles stériles, les graines étant surtout développées vers le milieu ou vers le tiers supérieur de la hauteur.

Les graines rappellent, comme organisation, les graines des Cycadinées actuelles et les graines de *Lagenostoma*; ce sont des graines orthotropes, munies d'un testa à deux ou trois assises de cellules, et à la base duquel le faisceau chalazien s'épanouit en cupule; au sommet du nucelle on reconnaît une chambre pollinique bien développée. On n'a rencontré jusqu'ici que des ovules très

jeunes, ou bien, au contraire, des graines déjà fécondées, renfermant alors un embryon dicotylé, normalement orienté, qui remplit toute la cavité du nucelle; on n'a pu constater aucune trace d'un endosperme, pour lequel il semble, à raison des dimensions réduites de la graine, qu'il ne soit pas resté de place. M. Wieland a observé une seule fois un stade moins avancé, qu'il regarde comme un stade proembryonnaire, comparable à celui par lequel passent, avant la constitution de l'embryon, les graines de *Cycas* ou de *Ginkgo*.

L'appareil mâle est constitué par un verticille de frondes modifiées, au nombre de 12 à 18 suivant les espèces, partant de l'axe de l'inflorescence immédiatement au-dessous du réceptacle terminal,



Fig. 10. *Cycadeoidea Marshiana* Ward. Coupe longitudinale d'une inflorescence femelle; gr. nat. D'après Wieland. s, base de l'appareil floral mâle.

contiguës aux bractées les plus élevées, et soudées latéralement les unes aux autres sur une hauteur variable en une collerette infundibuliforme. Ces frondes mâles, simplement pinnées, sont composées, dans leur partie libre, d'un rachis médian relativement large, dilaté à son sommet en un limbe rudimentaire (fig. 11), et portant une série de pennes latérales formées d'un axe nu sur lequel s'attachent des corps lenticulaires brièvement pédicellés, disposés en deux séries sur chaque penne, au nombre de 8 à 15 de chaque côté de l'axe des pennes les plus développées, et constitués comme des synangium de *Marattia*. Ils s'ouvrent en long par une fente apicale et renferment deux séries, opposées face à face, de logettes tubuleuses contiguës (fig. 12), au nombre de 10 à 20 sur chaque valve, s'ouvrant elles-mêmes par une fente longitudinale, perpendiculaire par conséquent à

la ligne de déhiscence du synangium. Dans ces logettes sont renfermés des grains de pollen ovoïdes, très analogues à ceux de beaucoup de Cycadinées actuelles, mais un peu plus gros.



Fig. 11. *Cycadeoidea dacotensis* Mac Bride. Coupe schématique d'une inflorescence montrant à gauche une fronde mâle encore repliée sur sa face ventrale, et à droite une fronde mâle développée; aux $\frac{2}{3}$ de gr. nat. D'après Wieland.



Fig. 12. *Cycadeoidea dacotensis* Mac Bride. Coupes d'un synangium pollinifère, grossies 20 fois. D'après Wieland.
A, coupe transversale légèrement oblique; B, coupe longitudinale perpendiculaire à la commissure des valves.

Au début, ces frondes pollinifères sont repliées sur elles-mêmes, leur moitié supérieure venant s'appliquer par sa face dorsale contre

la surface de l'appareil femelle placé au centre (fig. 13); ensuite elles se redressaient et s'épanouissaient, et ne tardaient pas à se flétrir; leur partie libre se détruisant la première, la collerette basilaire subsistait seule quelque temps, mais elle se détachait de l'axe central à sa base et finissait elle-même par disparaître, sans laisser d'autre trace de son existence qu'une saillie circulaire contiguë à la base du réceptacle et correspondant à son insertion sur l'axe central (voir fig. 8 et 10). M. Wieland a constaté, sur toutes les inflorescences observées par lui, que l'appareil mâle arrivait à maturité avant l'appareil femelle, mais sans qu'on puisse affirmer s'il y avait nécessairement pour cela fécondation croisée, ou bien si les grains de pollen conservaient simplement leur vitalité assez longtemps pour attendre la maturation des ovules.

Les Bennettitées se révèlent ainsi comme ayant eu de véritables fleurs, constituées sur le même plan que celles des Angiospermes, morphologiquement et même fonctionnellement hermaphrodites, au moins dans beaucoup de cas, à appareil femelle central, entouré d'un cercle de frondes mâles, d'éta- mines composées, pourrait-on dire, et M. Wieland s'est demandé si cette constitution de l'appareil floral ne devait pas être interprétée comme une manifestation de l'évolution qui aurait donné naissance aux Angiospermes. Quoi qu'il en soit, les Bennettitées, si étroitement enfermées que

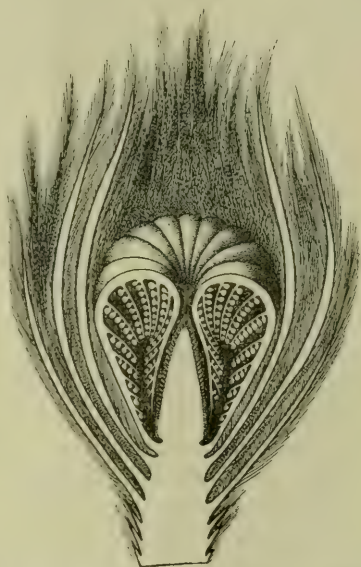


Fig. 13. *Cycadeoidea dactyloides* Mac Bride. Coupe schématique d'une inflorescence montrant les frondes mâles encore repliées sur leur face ventrale et entourant l'appareil femelle incomplètement développé; aux $\frac{2}{3}$ de gr. nat.

D'après Wieland.

soient leurs graines entre les écailles stériles qui les entourent, sont bien des Gymnospermes, ces graines affleurant par leur ouverture micropylaire à la surface de l'appareil femelle, et tous leurs caractères conduisent, non seulement à les rapprocher des Cycadinées, mais à les leur rattacher, comme constituant parmi elles un ordre de même valeur que les Cycadées et les Zamiées, et symétrique en quelque sorte des Cycadées: elles présentent en effet, comme ces dernières, des appareils fructificateurs affectant la forme de cônes pour l'un des sexes, et celle de frondes à peine modifiées pour l'autre sexe, et il y a en même temps concordance parfaite pour tout ce qui touche, du moins comme carac-

tères essentiels, à la morphologie interne aussi bien qu'externe de l'appareil végétatif. Aussi, tandis que MM. de Solms et Lignier étaient portés à considérer les Bennettitées comme constituant un groupe équivalent, et parallèle en quelque sorte, aux Cycadinées, et que M. Nathorst proposait de réunir les unes et les autres sous le nom plus large de Cycadophytes, M. Wieland conclut-il, de l'étude approfondie qu'il leur a consacrée, et conformément à l'opinion que nous avons émise M. Scott et moi, à faire rentrer les Bennettitées dans la classe des Cycadinées comme ayant, avec les Cycadées et les Zamées, une origine commune et liées avec elles par des affinités trop étroites pour pouvoir en être séparées.

Peut-être n'est-il pas inutile d'appeler en même temps l'attention sur les traits de ressemblance que les Bennettitées présentent d'autre part avec les Fougères par la constitution de leur appareil mâle, formé de frondes à peine modifiées portant des synangium pollinifères construits exactement comme les synangium sporifères des *Marattia*: il est difficile de ne pas voir là un indice de parenté, accentuant les liaisons qui, par l'intermédiaire des Ptéridospermées, paraissent rattacher les Cycadinées aux Fougères.

Les découvertes de M. Wieland ont en outre fait la lumière sur la constitution des *Williamsonia* jurassiques, dont une partie au moins semblent bien représenter les appareils fructificateurs des *Zamites*, la dépendance du *Williamsonia gigas* et du *Zamites gigas* de l'Oolithe inférieure du Yorkshire paraissant mise définitivement hors de doute par les dernières recherches de M. Seward. Il semble que la seule différence notable par rapport aux appareils fructificateurs des *Cycadeoidea* consiste en ce que les *Williamsonia* étaient portés par des pédoncules beaucoup plus longs, peut-être groupés au sommet de la tige, au milieu de la couronne de feuilles, comme les inflorescences des Cycadinées actuelles, au lieu d'être restés enfermés entre les bases des pétioles. Mais la constitution générale était, à n'en pas douter, la même, avec un réceptacle terminal en forme de cône plus ou moins allongé portant les organes femelles et entouré à sa base par un verticille de frondes mâles plus ou moins largement soudées entre elles; c'est apparemment cet appareil mâle incomplètement conservé, les pennes primaires ayant disparu avec les synangium dont elles étaient chargées, que Williamson avait supposé constituer l'appareil femelle et qu'il avait désigné sous le nom de „disque carpellaire“. Quant à „l'expansion infundibuliforme“ qui, suivant Saprota, aurait couronné le sommet du spadice central, il est fort probable, sans qu'on puisse en nier absolument l'existence, qu'il ne faut, ainsi que le pense M. Wieland, voir dans les empreintes qui la représentent autre chose que le moulage de l'entonnoir, évasé à sa partie supérieure, que formaient au dessus du

sommet de l'appareil femelle les frondes mâles non parvenues à maturité et encore repliées sur elles-mêmes (voir fig. 13).

D'autres observations d'un haut intérêt ont en outre été faites par M. Nathorst sur des *Williamsonia* du Rhétien de Scanie qu'il a trouvés en place sur des tiges plusieurs fois bifurquées sous des angles très ouverts, isolés dans l'angle de chaque bifurcation, et la plupart en partie détruits. Ces inflorescences sont sessiles, et au dessous de chacune d'elles on voit de nombreuses cicatrices foliaires, très rapprochées, dont les plus élevées, les plus voisines de la base de l'inflorescence, sont moins importantes que les autres et doivent correspondre à des bractées. Sur quelques échantillons, ces bractées sont, du reste, demeurées en place, entourant l'inflorescence, et les caractères de forme et de striation transversale qu'elles présentent ont permis de les identifier aux bractées qu'on a trouvées associées aux feuilles de l'*Anomozamites minor* et qu'on voit parfois passer graduellement aux feuilles normales de cette espèce, se prolongeant au sommet en un limbe simplement pinné. On a donc affaire là à des restes d'*Anomozamites minor*, et les échantillons recueillis par M. Nathorst montrent que les tiges de cet *Anomozamites* offraient un port tout à fait insolite, ne dépassant guère la grosseur du doigt, se bifurquant à plusieurs reprises à des distances de 10 à 15 centimètres, et marquées de cicatrices foliaires seulement au voisinage des bifurcations; celles-ci étaient sans doute la conséquence de la production de l'appareil fructificateur terminal, à la suite de laquelle l'axe que celui-ci couronnait cessait de se développer et donnait naissance à deux branches latérales opposées. Malgré cette différence de port par rapport aux *Cycadeoidea*, les inflorescences paraissent avoir été constituées sur le même plan que celles de ce dernier genre, avec un réceptacle central pyriforme, portant l'appareil femelle; le plus souvent ce réceptacle est dépouillé des organes auxquels il servait de support, mais un échantillon moins avancé a permis de reconnaître la surface externe de l'appareil femelle et de distinguer les becs micropylaires des graines faisant saillie à l'extérieur. A la base du réceptacle, on reconnaît une collerette striée qui représente évidemment la partie inférieure de l'appareil mâle, correspondant à la portion soudée en anneau des frondes pollinifères. Les *Anomozamites* doivent donc être également rangés dans l'ordre des Bennettitées, et la connaissance de ce groupe a fait, avec ces observations de M. Nathorst, un progrès de plus.

Enfin, laissant de côté certaines formes encore énigmatiques signalées par M. Nathorst, il me paraît intéressant de mentionner, pour en finir avec les Cycadinées, une très curieuse inflorescence découverte par le même savant au milieu d'un bouquet de feuilles de *Dioonites spectabilis* du Rhétien de Bjuf: elle affecte une forme

générale globuleuse, et ne laisse voir, des éléments qui la constituaient, que de petits corps ovoïdes, de la grosseur d'un pois, qui paraissent devoir être considérés comme des conceptacles creux renfermant de nombreux sacs polliniques fixés sur leur face interne. M. Nathorst les désigne sous le nom d'„anthéranges“ et les compare à des sporocarpes d'Hydroptérides; il en avait, du reste, déjà observé de semblables et les avait signalés jadis comme pouvant être des sporocarpes de *Sagenopteris*. On a donc affaire là à un type nouveau d'appareil mâle, comparable dans une certaine mesure à celui des *Cycadeoidea*, mais plus complexe, en ce que le limbe fertile, moins réduit, se replierait sur lui-même pour enfermer dans une cavité close les sacs polliniques fixés sur toute l'étendue de sa face inférieure, tandis que chez les *Cycadeoidea* le synangium est formé seulement, du moins à ce qu'il semble, par les sacs polliniques d'un sore unique, groupés à l'extrémité d'un même pédicelle et soudés latéralement les uns aux autres en deux séries opposées. On ne pourra toutefois, tant qu'on n'aura pas d'échantillons plus complets et qu'on ne connaîtra pas mieux la structure de ces „anthéranges“, se prononcer à leur égard et préciser leurs rapports avec les synangium des *Cycadeoidea*.

Les Cycadinées de la période secondaire ne nous ont donc pas encore livré tous leurs secrets, mais on ne peut méconnaître l'importance des conquêtes réalisées en ce qui les concerne et qui, en nous révélant des types insoupçonnés d'appareils reproducteurs, nous ont fourni en même temps de précieux indices sur leurs affinités avec les Filicinées et semblent même, suivant M. Wieland, nous ouvrir un aperçu sur les origines des Angiospermes.

Cordaïtées.

On a trouvé à différents niveaux de la série secondaire des feuilles rubanées à nervures parallèles qu'il avait semblé naturel tout d'abord de rapporter aux Monocotylédones, mais dont l'attribution a été plus tard remise en question et dont on s'est demandé s'il ne fallait pas les rattacher aux Cordaïtées, si répandues à l'époque paléozoïque et considérées longtemps comme lui ayant appartenu en propre.

C'est l'interprétation que M. Compter a adoptée pour les feuilles de ce type, entièrement semblables en effet à des feuilles de Cordaïtées, qu'il a trouvées dans le Trias supérieur de la Thuringe,

et elle a été confirmée par la découverte qu'a faite M. Lignier, dans le Lias moyen de l'Orne, de moules d'étuis médullaires à diaphragmes transversaux, offrant le type caractéristique des *Artisia*, qu'on sait appartenir aux Cordaïtées et qu'on ne retrouve pas chez d'autres plantes; le même gisement lui a fourni en outre des fragments de bois concordant de même par leur structure avec les bois de Cordaïtes.

Il ressort de là que les Cordaïtées étaient encore représentées dans la flore jurassique, et j'ai, de mon côté, constaté l'association, dans les couches liasiques supérieures de Madagascar, de graines offrant tous les caractères des graines de Cordaïtes avec des feuilles rubanées du type des *Yuccites* triasiques et jurassiques, ce qui vient également à l'appui de l'attribution de ces feuilles à la classe des Cordaïtées.

Enfin j'ai montré qu'il fallait aussi ranger dans cette même classe les *Næggerathiopsis*, de la flore permotriasique de l'Inde, dont Feistmantel avait considéré les feuilles comme n'étant que des folioles de frondes pinnées: j'ai observé en effet, à côté de ces feuilles, dans les dépôts rhétiens du Tonkin, des fragments d'écorces et de rameaux du type des *Cordaicladus*, marqués de cicatrices foliaires constituées comme celles des Cordaïtes et correspondant exactement, comme dimensions, aux feuilles de *Næggerathiopsis* qu'elles accompagnaient; on a rencontré, d'ailleurs, dans le Permotrias de l'Inde, avec ces feuilles de *Næggerathiopsis*, des graines du genre *Cardiocarpus*, qu'on sait appartenir aux Cordaïtées.

Il semble probable, d'après cet ensemble de constatations, qu'il faut également rapporter aux Cordaïtées les *Krannera* des couches cénomaniennes de Bohême, dont les feuilles ressemblent de tout point à celles des *Cordaïtes* houillers, mais aucune observation nouvelle n'a été faite à leur sujet.

Ginkgoacées.

En dehors de la récolte, à divers niveaux, de formes spécifiques nouvelles appartenant aux genres *Ginkgo* et *Baiera*, attestant une fois de plus la grande extension des Ginkgoacées à l'époque secondaire, je n'ai à mentionner comme digne d'intérêt, en ce qui touche cette classe de Gymnospermes, que la découverte par M. Yokoyama, dans l'Oolithe inférieure du Japon, d'un type générique nouveau, auquel il a donné le nom de *Ginkgodium*: il est constitué par des feuilles, tantôt simples, tantôt bilobées au sommet, rétrécies en coin

à leur base (fig. 14), qui diffèrent de celles des *Ginkgo* par leur forme générale ovale, à sommet arrondi, et par l'extrême brièveté de leur pétiole; du sommet de celui-ci partent, comme chez les *Ginkgo*, deux nervures marginales, mais les nervures auxquelles elles donnent naissance sont toutes simples, caractère qui, de même que celui tiré du faible développement du pétiole, rapproche ce type des *Whittleseyia* du Culm, dont l'attribution aux Ginkgoacées se trouve par là confirmée, les affinités de ce nouveau genre *Ginkgodium* avec les *Ginkgo* ne pouvant être mises en question.



Fig. 14. *Ginkgodium*
Nathorsti
Yokoyama. Feuille
détachée; gr. nat.
D'après Yokoyama.

J'ajoute que j'ai observé en outre, dans les couches permotriasiques à *Glossopteris* de l'Inde, un type nouveau qui m'a paru devoir être également rapporté aux Ginkgoacées et que j'ai décrit sous le nom générique d'*Ottokaria*: il est représenté par une feuille à très long pétiole, à limbe épais, à contour orbiculaire, rétréci en coin à la

base, et denté sur tout le reste du pourtour; par ses nervures très larges, formées de filaments fasciculés, comme par ses dents marginales, ce type rappelle les *Whittleseyia*, à côté desquels il me semble pouvoir être rangé.

Conifères.

Nos connaissances relatives aux Conifères de l'époque secondaire n'ont guère fait, dans ces dernières années, que des progrès de détail, consistant, soit dans la constatation de l'existence de tels ou tels types vivants à des niveaux où on ne les connaissait pas encore, soit dans la découverte d'un certain nombre de formes génériques nouvelles; mais l'importance de ces acquisitions varie naturellement suivant la nature des organes observés, les appareils fructificateurs à structure discernable étant seuls susceptibles d'attribution précise, tandis que les rameaux feuillés laissent prise à plus d'une incertitude, le même type pouvant se retrouver, comme on sait, dans des familles bien différentes; parfois cependant la ressemblance même de simples rameaux avec les types vivants est assez accentuée pour qu'il ne soit guère possible de révoquer en doute les affinités qu'elle suggère.

Tel est le cas pour un certain nombre de formes, d'ailleurs relativement rapprochées déjà de l'époque actuelle, puisqu'elles proviennent de l'Infracrétacé ou du Crétacé, et qui ont pu être rapportées aux Taxinées avec une très grande vraisemblance.

Je mentionnerai d'abord le genre *Cephalotaxopsis* de la *Potomac Formation* des Etats-Unis, établi par M. Fontaine sur des rameaux à feuilles linéaires uninerviées, étalées à droite et à gauche de l'axe qui les porte, et qui ressemblent en effet singulièrement à des rameaux de *Cephalotaxus*, tout en ne laissant pas de rappeler les *Torreya* par la terminaison de leurs feuilles en pointe aiguë comme par la présence, à la face inférieure du limbe, de deux dépressions longitudinales bordant de part et d'autre la nervure médiane.

M. Fontaine a en outre observé dans la même série d'assises des rameaux à feuilles plurinerviées, à contour lancéolé, également étalées de part et d'autre de l'axe, reproduisant si exactement l'aspect des *Podocarpus* de la section *Nageia* qu'on serait fort tenté d'admettre l'identité générique. Il s'est borné toutefois à les désigner sous le nom de *Nageiopsis*, et ce même type générique a été ensuite retrouvé dans l'Infracrétacé du Japon ainsi que dans le Wealdien de l'Angleterre.

Enfin M. Berry, reprenant l'examen d'un certain nombre de feuilles du Crétacé d'Amérique, classées d'abord par Lesquereux comme *Phyllocladus*, rapportées ensuite d'une façon quelque peu arbitraire au genre de Fougères *Thinnfeldia*, a fait ressortir leur similitude avec les rameaux foliiformes des *Phyllocladus*, et les a désignées sous le nom générique de *Protophyllocladus*.

Les Abiétinées ont fait l'objet d'observations plus nombreuses, certaines réserves devant être faites toutefois pour ce qui regarde l'attribution des feuilles détachées désignées sous le nom de *Pityophyllum*, trouvées à divers niveaux depuis le Rhétien jusqu'au sommet du Jurassique, et dont on ne peut que constater la ressemblance avec des aiguilles de Pins. Il semble cependant qu'il ne puisse guère y avoir d'hésitation sur l'attribution au genre *Pinus* d'un certain nombre de rameaux bien caractérisés, parfois encore munis de cônes, malheureusement mal conservés, accompagnés de graines ailées offrant tous les caractères de graines d'Abiétinées, qui ont été recueillis par M. Nathorst dans le Jurassique supérieur du Spitzberg, et décrits par lui comme *Pinites*. L'expédition polaire du Baron de Toll a recueilli au même niveau, à l'île Kotelny, l'une des îles Liakhoff, de longues feuilles étroites classées également par M. Nathorst comme *Pityophyllum*, ainsi que de très nombreuses écailles détachées, munies de deux graines à leur base, qu'il a décrites comme *Pityolepis*, mais qui semblent différer des écailles habituelles des cônes de Pins par

leur minceur relative ainsi que par leur forme, présentant vers leur quart supérieur un étranglement très accentué; elles sont en outre de dimensions bien considérables, ayant jusqu'à 6 centimètres de longueur, pour des écailles de Pins.

En tout cas, nous avons, M. Fliche et moi, observé dans le Portlandien moyen de Boulogne-sur-Mer des cônes de Pins non douteux, dont l'un paraît appartenir à la section des *Strobis*, et dont l'autre offre une réelle ressemblance avec un strobile de *P. laricio*: il est en même temps très voisin d'un cône du Portlandien supérieur d'Angleterre, qui était jusqu'ici le plus ancien représentant authentique du genre *Pinus* dans la flore fossile.

L'étude que M. Fliche a pu faire des cônes à structure conservée provenant des gîtes de phosphate de l'Argonne appartenant à l'étage albien lui a permis également de reconnaître parmi eux des cônes de *Pinus* bien caractérisés, dont les uns appartiennent certainement à la section *Strobis*, d'autres aux sections *Taeda* ou *Pinaster*, tandis qu'un certain nombre d'autres représentent des types plus éloignés de ceux de la flore actuelle, et semblent établir des passages entre les différentes sections du genre aujourd'hui connues, sinon même entre le genre *Pinus* et d'autres genres d'Abiétinées, tels notamment que le genre *Picea*. Les *Pinus* donnent ainsi lieu à la même constatation qui a déjà été faite souvent pour divers autres types végétaux, de l'existence relativement ancienne des groupes que nous offre la flore vivante, mais avec intercalation entre eux d'un certain nombre de jalons, qui, sans établir une chaîne continue allant des uns aux autres, diminuent du moins les distances qui les séparent.

Les mêmes gisements de l'Argonne ont en outre fourni à M. Fliche de nombreux cônes de *Cedrus*, ainsi que d'autres cônes, qui, sans pouvoir être rapportés avec une certitude aussi complète à des genres actuels, semblent cependant indiquer la présence à ce niveau de Conifères assimilables d'une part aux *Abies* et d'autre part aux *Tsuga*.

Les Abiétinées étaient donc représentées dans la flore crétacée par des formes génériques identiques ou tout au moins étroitement apparentées aux genres actuellement vivants, et parmi elles il faut comprendre également le genre *Picea*, signalé déjà dans l'Infracrétacé et dont M. Berry a trouvé notamment dans le Crétacé du New-Jersey un cône ressemblant singulièrement à ceux de notre *Picea excelsa*.

En outre de ces formes assimilables aux types actuels, je signalerai un genre particulier, établi par M. Velenovsky, sous le nom de *Plutonia*, pour des rameaux du Cénomanien de Bohême garnis de feuilles linéaires planes assez longues, à sommet arrondi,

et portant de petits cônes ovoïdes à écailles ovales mucronées (fig. 15), sur lesquelles sont fixées deux graines. Il s'agit là, suivant toute apparence, d'une Abiétinée, mais appartenant à un type actuellement disparu.

L'existence du genre *Araucaria* à l'époque jurassique a été depuis longtemps signalée; peut-être faut-il lui rapporter, ou du moins ranger parmi les Araucariées, les rameaux araucariformes observés par M. Nathorst dans le Jurassique du Spitzberg et décrits par lui sous le nom d'*Elatides*; quelques-uns d'entre eux se terminent par des cônes, malheureusement imparfaitement conservés, et dont l'examen ne permet pas de préciser leurs affinités véritables. Je signalerai également, à raison de son extrême ressemblance avec les *Araucaria* de la section *Colymbea*, un rameau d'*Araucarites* que j'ai observé dans les couches permotriasiques de l'Inde et qui, si l'âge des assises dont il provient était plus sûrement déterminé, reporterait l'apparition de ce type à une date sensiblement plus ancienne qu'on ne l'admettait jusqu'à présent.

Mais les observations les plus intéressantes relatives aux Araucariées ont été faites sur des cônes à structure conservée provenant de l'Infracrétacé et dans lesquels M. Fliche a pu reconnaître des types génériques nouveaux. Les couches albiennes de l'Argonne lui ont fourni, avec des cônes d'*Araucaria* bien caractérisés, d'autres cônes d'aspect et de constitution peu différents, mais dont les écailles, au lieu d'être monospermes, portent deux graines placées l'une à côté de l'autre comme chez les Abiétinées. Ces graines sont d'ailleurs soudées à l'écaille ovulifère, et celle-ci est elle-même soudée avec la bractée (fig. 16), mais moins intimement que chez les *Araucaria*. Ce type générique, auquel M. Fliche a donné le nom de *Pseudoaraucaria*, semble ainsi, par ce moindre degré de soudure de l'écaille avec la bractée, comme par la présence de deux graines, établir un lien entre les Abiétinées et les Araucariées, tout en venant nettement se classer parmi ces dernières.

Sur un horizon un peu plus bas, dans le Barrémien de la Haute-Marne, M. Fliche a observé un autre type de cône, à axe épais, à écailles apparemment charnues plutôt que ligneuses, portant une graine unique, non ailée, logée dans une fossette profonde de l'écaille, mais non recouverte par une expansion de celle-ci. Par ce dernier



Fig. 15. *Plutonia cretacea*
Velenovsky. Cône restauré; gr. nat.
D'après Velenovsky.



Fig. 16. *Pseudoaraucaria major*
Fliche.
Coupe transversale d'une écaille; gr. nat. D'après Fliche.

caractère, ce genre, que M. Fliche a désigné sous le nom de *Sarcostrobus* à raison de la consistance charnue de ses écailles, s'éloignerait des *Araucaria* pour se rapprocher des *Dammara*.

Des feuilles détachées offrant tous les caractères de celles de ce dernier genre ont été signalées dans le Crétacé de diverses régions, d'une part en Nouvelle-Zélande, où l'on pouvait s'attendre en effet à le rencontrer, d'autre part aux Etats-Unis, et en Europe dans le Cénomanién de la Bohême ainsi que dans le Sénonien des Balkans, accompagnées souvent d'écailles qui ont paru elles-mêmes devoir être assimilées à des écailles de cônes de *Dammara*.

Des écailles semblables, de taille sensiblement plus petite, il est vrai, comparables comme dimensions à des samares de Bouleaux, ont été en outre rencontrées dans les couches crétacées moyennes des environs de New-York, et ont révélé à MM. Hollick et Jeffrey, qui ont pu en faire une étude approfondie, un type générique nouveau, auquel ils ont donné le nom de *Protodammara*. Elles diffèrent, en effet, de celles des *Dammara* en ce qu'elles portent trois graines, l'une sur leur axe médian, les deux autres à droite et à gauche de celle-ci et un peu plus éloignées du bord terminal; mais la constitution anatomique, au point de vue notamment de la disposition des faisceaux libéroligneux, concorde avec celle des organes similaires de *Dammara*. Associés à ces écailles, MM. Hollick et Jeffrey ont trouvé des rameaux d'un *Brachyphyllum* à larges écussons foliaires de forme rhomboïdale, qu'ils ont pu aussi étudier anatomiquement et dans lesquels ils ont reconnu un bois d'Araucariée avec des canaux résineux à contenu mucilagineux comparables à ceux des *Araucaria* et des *Dammara*; il paraît bien probable que ces rameaux de *Brachyphyllum macrocarpum* et ces cônes de *Protodammara* proviennent de la même plante, sans qu'on puisse, d'ailleurs, affirmer pour cela qu'il faille rapporter aux Araucariées toutes les formes spécifiques de rameaux classées, d'après leur apparence extérieure, dans ce même genre *Brachyphyllum*.

Je mentionnerai, à la suite de ces *Protodammara*, un cône du Rhétien du Tonkin dont les écailles portent également trois graines et que j'ai désigné sous le nom générique de *Triolepis*; mais il s'agit ici d'écailles beaucoup plus grandes, vraisemblablement peu épaisses, constituant un cône cylindrique d'aspect quelque peu analogue à celui d'un cône d'Epicéa. Sans pouvoir rien affirmer quant à la structure de ces écailles, il m'a semblé reconnaître des indices d'une soudure de la bractée avec l'écaille ovulifère, et j'en ai conclu qu'il devait s'agir là d'une Araucariée, comparable aux *Cunninghamia*.

Une dernière observation relative aux Araucariées a trait aux *Cunninghamites* du Crétacé, dont une des espèces, le *Cunn. elegans*, a offert à M. Velenovsky des cônes encore en place à l'extrémité de

rameaux feuillés: il n'a pu, malheureusement, déterminer le nombre des graines portées par chaque écaille, mais il a reconnu que ces écailles, par leur forme et par le bourrelet transversal dont elles étaient munies, se rapprochaient plutôt de celles des *Dammara* que des *Cunninghamia*, de sorte que les *Cunninghamites* semblent intermédiaires entre ces deux derniers genres.

Parmi les Taxodinéés, le genre *Sequoia* s'est enrichi de nombreuses formes spécifiques nouvelles, trouvées à divers niveaux du Crétacé, notamment dans le Cénomanién de la Bohême; mais nous avons en outre, M. Fliche et moi, reconnu dans le Portlandien moyen du Boulonnais un cône de ce genre, ce qui fait remonter l'apparition des *Sequoia* jusqu'au Jurassique.

Ces mêmes couches cénomaniennes de Bohême ont, de plus, fourni à M. Velenovsky deux formes génériques nouvelles de Taxodinéés: le genre *Ceratostrobus*, avec des rameaux garnis de feuilles en crochet plus ou moins développées et des cônes globuleux à écailles terminées en un bec aigu (fig. 17), rappelle à la fois les *Sequoia* et les *Cryptomeria* et semble devoir être placé entre ces deux genres; le genre *Microlepidium* est représenté seulement par des cônes, à écailles arrondies au sommet et à bord terminal profondément lobé (fig. 18), qui offrent de grandes analogies avec les cônes de *Taxodium*.



Fig. 17. *Ceratostrobus echinatus*
Velenovsky.
Fragment de rameau avec cône terminal; gr. nat.
D'après Velenovsky.



Fig. 18. *Microlepidium striatulum*
Velenovsky.
Cône restauré; gr. nat.
D'après Velenovsky.

M. Fontaine a observé, d'autre part, dans l'Infracrétacé des Etats-Unis, des rameaux garnis de petites feuilles squamiformes apprimées, qui présentent les caractères extérieurs des *Athrotaxis* actuels, et auxquels il a donné le nom générique d'*Athrotaxopsis*: mais les cônes que portent ces rameaux, tout en étant très analogues d'aspect à des cônes de Séquoiées, auraient eu des écailles monospermes, ce qui ne laisse pas d'inspirer quelques doutes sur la légitimité du rapprochement.

Enfin j'ai moi-même constaté la présence, dans le Lias de Madagascar, de rameaux de *Brachyphyllum* portant de petits cônes ovoïdes, tout à fait semblables, par leurs écailles rhomboïdales, marquées d'une dépression transversale au dessous de leur milieu, à des cônes de *Sequoia*; il semble donc bien que, si certaines espèces de *Brachyphyllum* doivent être classées parmi les Araucariées, d'autres

appartiennent aux Taxodinéés, ainsi que l'avaient admis déjà Heer et Schenk.

Les seuls faits nouveaux de quelque intérêt qu'il y ait à mentionner en ce qui regarde les Cupressinées ont porté sur des formes crétacées, à savoir, d'une part, le *Widdringtonites Reichii* dont les gisements cénomaniens de Bohême et de Moravie ont fourni à M. Velenovsky et à M. Krasser des échantillons fructifiés bien conservés qui leur ont permis de rapporter décidément cette espèce au genre actuel *Widdringtonia*; et, d'autre part, des rameaux du Cénomanien de Peruc, qui, tant par les caractères de forme et de disposition des feuilles que par ceux des petits cônes dont ils sont pourvus, se sont montrés singulièrement voisins des *Chamaecyparis*, et que M. Velenovsky a décrits comme *Chamaecyparites*.

Il me reste à signaler, bien que son attribution aux Cupressinées et même aux Conifères demeure fort problématique, un type générique singulier découvert par M. Velenovsky dans le Cénomanien de la Bohême, retrouvé par M. Vidal dans le Kimméridien du Nord de l'Espagne, et qui présente cette particularité curieuse qu'il reproduit, à s'y méprendre, l'aspect des *Asterophyllites* paléozoïques. M. Velenovsky, qui l'a décrit sous le nom de *Pseudoasterophyllites*, l'avait considéré comme constitué par des rameaux garnis de feuilles verticillées, et les échantillons espagnols, avec leur ramification distique, m'avaient paru eux-mêmes, au premier coup d'œil, à peine distincts de certaines formes houillères. J'ai reconnu cependant qu'en réalité il s'agissait là de rameaux munis de feuilles distiques opposées, dont chacune porte à son aisselle un très court ramule pourvu lui-même de deux feuilles opposées, de telle sorte qu'il semble y avoir à chaque noeud six feuilles disposées en verticille. Les restes d'épis fructificateurs observés par M. Velenovsky, bien que très insuffisamment conservés, lui avaient fait écarter l'attribution aux Equisetinées, et sans pouvoir préciser à quelle classe il fallait rapporter ces échantillons, il les considérait comme devant appartenir à quelque Cryptogame aquatique. La consistance évidemment ligneuse des rameaux principaux du *Pseudoasterophyllites Vidali* m'a suggéré plutôt l'idée d'une Conifère, et certains détails de la ramification, notamment la dyssymétrie fréquente des deux ramules latéraux d'un même noeud, alternativement plus longs d'un côté que de l'autre, disposition qui se retrouve, au moins de temps à autre, chez certaines Cupressinées, m'ont donné à penser que c'était en somme avec cette famille que les *Pseudoasterophyllites* semblaient avoir le plus d'affinités. C'est pourquoi je les mentionne à cette place, sans méconnaître combien leur position systématique demeure indécise, mais avec l'espoir que des récoltes ultérieures, l'attention étant

attirée sur eux, permettront un jour de résoudre la question de leur classement.

Angiospermes.

Il faut mentionner comme une modification importante de nos connaissances relatives à la paléobotanique de la période secondaire l'abandon des idées qu'on s'était faites à un certain moment touchant la présence de Monocotylédones plus ou moins nombreuses dès l'époque triasique inférieure. Schenk avait indiqué déjà comment les *Æthiophyllum* et les *Echinostachys*, qu'on avait considérés comme appartenant à cette classe, étaient susceptibles d'attributions toutes différentes et beaucoup plus vraisemblables. Dans ces dernières années, les observations que j'ai citées plus haut en parlant des Cordaïtées, celles de M. Lignier notamment, ont établi qu'il fallait rapporter à cette classe de Gymnospermes les feuilles rubanées de divers horizons des formations secondaires qu'on avait décrites notamment sous le nom de *Yuccites*, et il est plus que probable qu'il faut rectifier de même l'attribution des autres empreintes analogues des mêmes terrains, *Bambusium* ou *Clathrophyllum*.

D'autre part, les *Williamsonia*, *Podocarya*, et autres appareils fructificateurs du même type ont été reconnus comme appartenant aux Gymnospermes et dépendant des Cycadinées. M. Seward a montré également que les prétendues tiges de Monocotylédones de l'époque jurassique à écorce lisse marquée seulement de sillons transversaux plus ou moins irréguliers, qu'on avait comparées à des tiges de *Dracæna*, offraient en réalité une ressemblance complète avec certaines tiges de Zamiées, et devaient être attribuées, elles aussi, aux Cycadinées.

Enfin les énigmatiques *Spirangium* ou *Palæoxyris* qu'on voyait se succéder depuis le Houiller jusque dans le Crétacé, et dont on s'était demandé si ce n'étaient pas de véritables fruits à plusieurs valves contournées en hélice, sont aujourd'hui, conformément à une idée suggérée par Schenk, reportés dans le règne animal, comme paraissant être des œufs de Poissons du groupe des Plagiostomes, comparables à ceux des *Cestracion*.

Les différents types des époques triasique et jurassique qu'on avait tenus pour angiospermiques ou „proangiospermiques“ ont ainsi pris d'autres places, et les recherches qu'a faites Saporta sur la flore du Jurassique supérieur du Portugal, confinant aux couches infracrétacées où se montrent alors des restes non douteux de végétaux angiospermes, ne lui ont révélé aucun représentant plus ancien

de cet embranchement. Il faut seulement faire exception pour quelques lambeaux de feuilles graminiformes provenant du Ptérocérien, qui lui ont paru appartenir à des Monocotylédones et qui indiqueraient, pour les plantes de cette classe, une ancienneté un peu plus grande, mais de bien peu, que pour les Dicotylédones.

Quelques observations récentes ont cependant été enregistrées, qui feraient remonter plus haut l'apparition des Angiospermes et qui me paraissent devoir être signalées. M. Wanner a décrit, du Trias supérieur de Pensylvanie, sous le nom générique de *Yorkia*, des organes filiformes partant d'une souche commune, qui lui ont paru représenter des feuilles, comparables à celles des Graminées, et qu'il a rapportés aux Monocotylédones; mais il semble qu'on puisse interpréter tout autrement ces empreintes et y voir, par exemple, avec au moins autant de vraisemblance, des pétioles de frondes de Fougères herbacées. Je ne crois donc pas qu'il y ait rien à retenir de positif de cette observation.

J'en dirai autant de celle de MM. Jack et Deane, d'après laquelle des Dicotylédones se seraient montrées en assez grande abondance à l'extrême base du Jurassique du Queensland: MM. Jack et Deane, et avec eux M. Shirley, ont assimilé en effet aux couches rhétiennes ou liasiques d'Ipswich, dont l'âge et la flore sont bien connus, les couches d'Oxley, dans la même région, dans lesquelles on a recueilli de nombreuses feuilles de Dicotylédones, et que d'autres géologues avaient, à raison même de la flore qu'elles renferment, classées comme crétacées ou comme tertiaires. Mais les gisements d'Ipswich n'ayant, parmi les nombreuses formes végétales qu'ils ont fournies, livré aucun reste susceptible d'être rapporté aux Angiospermes, et aucune des espèces qui s'y rencontrent n'ayant été, d'autre part, retrouvée à Oxley, on ne peut évidemment tenir pour exacte l'assimilation mise en avant par MM. Jack et Deane, et les conclusions qui en découleraient quant à l'ancienneté des Angiospermes ne sauraient être accueillies.

Les autres observations qu'il me reste à mentionner méritent davantage de fixer l'attention. M. Lignier a recueilli, dans le Lias moyen de l'Orne, deux échantillons, malheureusement très incomplets, constitués chacun par un fragment d'axe assez large, de l'extrémité duquel partent une série de plis rayonnants, offrant l'apparence d'une base de feuille flabellée, comme on en observe chez les *Chamærops*, ou plutôt chez les *Sabal*, l'axe principal se prolongeant quelque peu et les plis latéraux s'étageant successivement sur ses bords. Il a désigné ces empreintes sous le nom générique de *Propalmophyllum*, non sans faire cependant quelques réserves sur leur attribution. Ces plis latéraux n'étant conservés que sur une très faible longueur, on peut faire bien des hypothèses sur ces échantillons, mais la plus

vraisemblable consiste en effet à y voir des bases de feuilles en éventail, et bien que l'idée de frondes de Fougères puisse venir à l'esprit, on ne peut méconnaître que la disposition palmée des plis en question n'est pas très favorable à une telle idée, les frondes de Fougères à pennes en éventail, *Dictyophyllum* et autres types analogues, qu'on peut s'attendre à rencontrer à ce niveau, offrant en réalité une disposition pédalée, qui ne concorderait pas avec celle qu'on observe sur les empreintes recueillies par M. Lignier. On ne saurait toutefois affirmer que l'interprétation à laquelle il s'est arrêté soit la seule possible, mais il est certain qu'on n'hésiterait pas à l'admettre s'il s'agissait d'empreintes crétacées ou tertiaires, et dans ces conditions l'observation qu'il a faite mérite d'être notée, à raison du haut intérêt qu'offrirait la solution du problème.

Dans sa monographie de la flore jurassique de l'Angleterre, M. Seward a signalé, d'autre part, sous le nom largement compréhensif de *Phyllites*, deux empreintes de feuilles qui figurent dans les collections du British Museum comme provenant de la Grande Oolithe de Stonesfield et dont l'examen lithologique semble en effet confirmer l'origine. Ce sont des feuilles ovales-lancéolées, atténuées en pétiole vers la base, à limbe trinervié, à nervation acrodrome, offrant tout l'aspect de feuilles de Dicotylédones, sans qu'on en puisse toutefois préciser les affinités. Mais la présence de Dicotylédones sur un niveau aussi bas que le Bathonien, alors qu'on n'en a jamais signalé dans le Jurassique ni même dans le Wealdien d'Angleterre, constituerait une découverte si inattendue, en même temps que si importante, que M. Seward ne laisse pas d'hésiter à se prononcer sur ces échantillons, faisant observer notamment que si l'on venait à rencontrer des feuilles de *Gnetum* à l'état fossile, on les prendrait pour des feuilles de Dicotylédones, alors qu'on aurait affaire en réalité à des Gymnospermes. Ici encore un problème se pose, dont l'avenir seul pourra donner la solution: si ces échantillons viennent bien réellement de Stonesfield, il est permis d'espérer qu'on en retrouvera d'autres encore dans ce même gisement et peut-être se prêteront-ils à une interprétation plus précise.

Pour le moment, les *Propalmophyllum* de M. Lignier et les *Phyllites* de M. Seward ne peuvent être considérés que comme posant des interrogations, mais tout ce qui touche à la question de la date d'apparition des Angiospermes est trop important pour que j'aie cru pouvoir, dans le présent exposé, passer ces observations sous silence.

Composition des flores successives.

La flore à *Glossopteris*, telle qu'on l'observe dans les gîtes charbonneux de l'Australie et de l'Inde, a fait jadis l'objet de longues discussions entre géologues et paléobotanistes: les premiers la rapportaient à la période paléozoïque; les seconds, frappés des affinités qu'elle semblait offrir avec les flores jurassiques de l'Europe, lui attribuaient un âge beaucoup moindre et la plupart d'entre eux se refusaient encore, il y a 25 ans, à admettre qu'elle eût pu être contemporaine de notre flore permocarbonifère. L'accord qui s'est fait à cet égard et les modifications qui en sont résultées dans les idées relatives à la répartition ancienne des types végétaux à la surface du globe ne sont pas l'un des progrès les moins importants qui aient été réalisés depuis un quart de siècle.

Les recherches de géologues tels que W. B. Clarke, Wilkinson, Oldham et Blanford, sur les couches à *Glossopteris* de l'Australie et de l'Inde, celles de O. Feistmantel sur la flore de ces mêmes couches, ont établi finalement que la région australienne, après avoir possédé jusque vers le milieu de l'époque carbonifère une flore identique, au moins dans ses grands traits, à celle qui peuplait aux mêmes moments l'hémisphère boréal, avait vu, à une date qu'on ne peut fixer avec une précision absolue, à raison de l'absence de couches à plantes pendant un laps de temps assez long, la plupart des types de cette flore disparaître et céder la place à une flore toute différente, infiniment moins riche et moins variée, constituée, comme éléments essentiels, par des Fougères des genres *Glossopteris* et *Gangamopteris*, des Equisétinées du genre *Phyllothea*, et des Cordaïtées du genre *Nygerathiopsis*. Cette flore à *Glossopteris*, qu'on observait également dans l'Afrique australe comme dans l'Inde, a été en outre retrouvée, il y a une douzaine d'années à peine, dans l'Amérique du Sud, à savoir dans le Brésil méridional et dans la République Argentine, mais associée sur ces deux points à des types de notre flore permocarbonifère, tels notamment que *Lepidodendron* et *Lepidophloios*; à peu près en même temps on constatait la présence, dans les couches à *Glossopteris* du Transvaal, d'un autre type analogue, le *Sigillaria Brardi*, de notre flore stéphanienne et permienne. Ces associations ne pouvaient être interprétées que comme marquant les points de contact des domaines respectifs de ces deux flores, et les études plus attentives entreprises à la suite de ces découvertes ont permis de tracer, au moins approximativement, la limite de ces domaines, jalonnée par les mélanges de formes propres à l'un et à l'autre.

C'est vraisemblablement vers le milieu ou la fin de l'époque houillère que s'est opérée cette différenciation, à la suite peut-être

d'une importante extension glaciaire dont il semble bien qu'on observe les traces en Australie, dans l'Inde et dans l'Afrique australe: il s'est constitué alors deux provinces botaniques distinctes, dont l'une a conservé la végétation qui avait jusqu'alors couvert, avec une remarquable uniformité, toute la surface du globe, l'autre peuplée seulement de types peu nombreux, dont les *Glossopteris* et les *Gangamopteris* sont les plus caractéristiques, ces derniers limités, semble-t-il, à une période de temps plus restreinte, correspondant à l'époque permienne. La limite commune de l'une et de l'autre passait assez loin au Nord de l'équateur dans la région sud-asiatique, marquée dans l'Inde par le mélange de formes de notre flore permocarbonifère, telles que des *Sphenophyllum*, avec les types habituels de la flore à *Glossopteris*; puis elle s'infléchissait vers le Sud du côté de l'Ouest pour atteindre l'Afrique un peu au-dessous de l'équateur, passant par le Transvaal, et coupant ensuite l'Amérique du Sud aux environs du 30^{ème} parallèle.

Mais une constatation inattendue a été celle qu'a faite M. Amalitzky, de la pénétration de cette flore à *Glossopteris* dans la région orientale de l'Europe vers la fin de l'époque permienne: il a découvert, dans les dépôts permien supérieurs des vallées de la Soukhona et de la Petite Dvina, dans le Gouvernement de Vologda, des *Glossopteris* et des *Gangamopteris* associés avec les formes habituelles de notre flore permienne européenne, *Callipteris* et *Tæniopteris*. Il semble, d'ailleurs, que ces types caractéristiques de la flore à *Glossopteris* n'aient fait, dans nos régions, que paraître et disparaître, mais peut-être faut-il imputer à cette invasion momentanée la présence, dans notre flore triasique inférieure, de types tels que les *Neuropteridium*, les *Schizoneura*, peut-être les *Voltzia*, qui accompagnent les *Glossopteris* et les *Gangamopteris* dans les couches permien ou permotriasiques de l'Inde et qui pourraient bien avoir pénétré en Europe en même temps qu'eux, pour y persister un peu plus longtemps.

Les observations relatives aux flores triasique et rhétienne des régions occupées par la flore à *Glossopteris* sont venues montrer, du reste, que les différences si profondes qu'on relevait entre les deux provinces en question n'avaient pas tardé à s'atténuer, et que la flore était peu à peu redevenue uniforme, la présence de quelques formes spécifiques particulières, et surtout la persistance des *Glossopteris*, ainsi que des *Neggerathiopsis*, qu'on retrouve jusqu'à l'époque rhétienne sur divers points de la province à *Glossopteris*, et au voisinage immédiat de sa limite septentrionale, notamment au Tonkin et dans le Sud de la Chine, rappelant seule l'ancien état de choses.

Dans nos régions, les conditions dans lesquelles s'est opérée la transformation de la flore à la fin de l'ère primaire, la substitution des types propres à la période secondaire à ceux de la période paléozoïque, demeurent malheureusement très obscures, faute de documents

suffisants sur la flore de la seconde partie de l'époque permienne et sur celle de la première moitié de l'époque triasique. Les recherches de M. Fliche ont montré cependant, comme je l'ai dit, que les grandes Lycopodiniées de la flore houillère comptaient encore quelques représentants à l'époque du Trias inférieur, et les *Pleuromeia* du Grès bigarré ne laissent pas de pouvoir en être rapprochés, tout en marquant, semble-t-il, un acheminement vers les Isoétées. En tout cas, dès l'époque triasique supérieure, la flore offre déjà les caractères d'ensemble qu'elle conservera jusqu'à la fin du Jurassique, avec de nombreuses Fougères parmi lesquelles les *Cladophlebis*, les Fougères à frondes pédalées, Matoniées, Diptéridiniées et formes affines, les Ténioptéridées, tiennent une place importante, et à côté d'elles des *Equisetum* de grande taille, des Cycadinées variées et des Conifères de différents types. C'est ce qui ressort notamment des études de M. Stur sur la flore de Lunz en Autriche et de M. Fontaine sur les flores triasiques de l'Amérique du Nord, qui affectent de part et d'autre une composition remarquablement identique.

Le retour à l'uniformité s'accroît davantage encore à l'époque rhétienne, l'étendue des recherches faites, ainsi que je l'ai dit en commençant, dans les régions les plus diverses du globe sur les couches de ce niveau mettant nettement en évidence l'identité générale de constitution des diverses flores observées. Les quelques formes particulières que j'ai citées, *Glossopteris* ou *Naggerathiopsis*, qui rappellent encore, sur quelques points de l'ancienne province à *Glossopteris*, la différenciation constatée aux époques antérieures, sont noyées en effet dans une masse de types qui se retrouvent partout, quel que soit le point sur lequel aient porté les observations. On ne peut plus relever de l'un à l'autre que des différences de détail, parmi lesquelles je citerai le cantonnement apparent des Matoniées dans la région européenne, et les variations spécifiques que présentent, par exemple, les *Dictyophyllum* et les *Teniopteris*, qui paraissent affecter dans chaque région des formes spéciales, assez peu dissemblables, d'ailleurs, d'un point à un autre.

Les recherches faites dans ces dernières années ont fait voir en outre que, de même que les *Equisetum* remontaient à l'époque triasique, sinon même au delà, un certain nombre de genres de Fougères actuellement vivants se montraient déjà à l'époque rhétienne, tels que les *Todea* et les *Marattia*, et les études de M. Raciborski nous ont appris que le nombre en augmentait rapidement à l'époque liasique, avec des *Gleichenia*, des *Alsophila*, des *Dicksonia*, des *Osmunda* et des *Dawsonia*. Au cours de l'époque oolithique, ce sont surtout les Conifères qui donnent lieu à de semblables constatations, avec le genre *Araucaria* d'une part, les genres *Pinus* et *Sequoia* d'autre part, ces derniers reconnus seulement dans le Portlandien. L'uniformité de la flore

semble, d'ailleurs, absolue durant la période jurassique : les observations faites sur les flores liasiques de l'Inde n'ont révélé aucun type différenciant, si ce n'est, pour certains, par des caractères spécifiques de peu d'importance relative, de ceux qu'on observe en Europe au même niveau, étant donné, d'une part, l'assimilation à des formes européennes des *Philophyllum* de la région sud-asiatique, et, d'autre part, la découverte en Europe de représentants du genre *Dictyozamites*; et il en a été de même des quelques observations relatives à la flore liasique de Madagascar ainsi qu'à celle de la République Argentine. Pour l'époque oolithique, les constatations sont peut-être plus probantes encore à ce point de vue, comme ayant porté sur des régions plus distantes les unes des autres : les mêmes types qui se montraient dans les couches oolithiques inférieures de l'Angleterre ou dans celles de la Sibérie se sont retrouvés identiques à eux-mêmes, tout au moins génériquement et représentés par des formes spécifiques très analogues, dans les couches de même âge de l'Oregon et de la Californie, récemment explorées; les gisements jurassiques de Victoria, en Australie, n'ont offert non plus aucun type discordant, et ce qui est plus frappant, c'est que les couches jurassiques de la Terre Louis-Philippe, dans les régions antarctiques, explorées par M. Andersson, lui ont également fourni une flore dont M. Nathorst a constaté la parfaite similitude avec les flores contemporaines de l'Europe aussi bien que de l'Inde. La physionomie d'ensemble demeure ainsi partout la même, quelle que soit la latitude, depuis les régions arctiques jusqu'aux alentours du pôle austral, et sur aucun point on ne discerne plus la moindre trace de cantonnements comparables à ce que l'on avait observé à l'époque permotriasique.

Avec la période crétacée va commencer le règne des Angiospermes, sans qu'on soit encore bien fixé sur la date précise de leur première apparition, les *Propalmophyllum* du Lias de l'Orne et les *Phyllites* signalés par M. Seward pouvant donner à penser qu'elles se sont montrées un peu plus tôt qu'on ne le croyait; mais si elles ont réellement été représentées dans la flore jurassique, ce qui est encore loin d'être certain, elles n'y ont joué à coup sûr qu'un rôle singulièrement effacé, ainsi que l'atteste leur absence générale dans les gisements jurassiques les mieux étudiés, notamment dans ceux du Jurassique supérieur du Portugal, où Saporta n'a trouvé aucun reste de Dicotylédones et n'a observé que quelques traces à peine de Monocotylédones, alors qu'un peu plus haut, dès le début de l'époque infracrétacée, on va les voir, les unes et les autres, s'établir dans cette même région et s'y multiplier rapidement.

M. Laurent a enregistré ici les faits qui les concernent, et il ne me reste à signaler, comme observations générales relatives aux flores infracrétacées et crétacées, que la constatation de la présence,

en nombre croissant, de formes de Cryptogames vasculaires et de Gymnospermes génériquement identiques ou tout au moins alliées de très près aux formes actuelles. C'est ainsi qu'aux genres vivants déjà connus pour avoir été ainsi représentés dès la période crétacée, sont venus, grâce aux observations faites dans ces dernières années, s'ajouter notamment les genres *Adiantum*, *Pteris*, *Asplenium*, *Aspidium*, *Acrostichum* parmi les Fougères, *Marsilia* et *Salvinia*, *Zamia* et *Encephalartos*, et parmi les Conifères des genres tels que *Cephalotaxopsis*, *Nageiopsis*, *Protophyllocladus*, *Dammarites*, *Athrotaxopsis*, *Chamæcyparites*, dont quelques-uns seraient peut-être susceptibles d'une identification pure et simple avec les types actuels dont ils ont été rapprochés. En même temps on voit disparaître les formes qui s'écartaient le plus des formes vivantes, en particulier les Bennettitées, qui n'ont sans doute pas atteint, qui en tout cas n'ont pas dépassé la fin de la période crétacée.

C'est à ce moment, où la période crétacée va finir, que la flore paraît avoir commencé à perdre ce caractère d'uniformité générale qu'elle avait possédé pendant presque toute la durée des temps secondaires et qui impliquait l'uniformité des conditions climatiques, et qu'on voit poindre les premiers symptômes d'une influence de la latitude sur la composition de la flore. On se rapproche ainsi peu à peu de l'état de choses actuel, auquel ont abouti les différenciations de plus en plus accentuées des climats et les modifications concomitantes du monde végétal.

Die Transpiration der Pflanzen. Eine physiologische Monographie
Von Dr. Alfred Burgerstein,
a. o. Universitäts-Professor in Wien. 1901. Preis: 7 Mark 50 Pf.

Flora, 1905, Bd. XCIV, H. 3:

Daß eine solche Bearbeitung eines großen, wichtigen Gebietes eine sehr willkommene ist, wird auch der gerne zugeben, der mit des Verf. Anschauungen nicht durchgehends einverstanden ist.

Biochemie der Pflanzen. Von Dr. phil. et med. Friedrich Czapek,
o. ö. Prof. der Botanik in Prag (jetzt in
Czernowitz). Zwei Bände. Preis: 39 Mark, geb. 41 Mark 50 Pf.

Flora oder Allgem. botan. Zeitung, 1905, Bd. XCIV, H. 2:

Hier hat einmal der rechte Mann das rechte Buch geschrieben! Eine moderne Biochemie der Pflanzen kann weder ein Chemiker, noch ein Botaniker schreiben, noch ein Tierphysiolog chemischer Richtung — sondern nur ein Gelehrter, der auf allen drei Gebieten zu Hause und erfolgreich tätig ist. Das ist Czapek, und deshalb ist sein Buch ein gutes geworden.

Soeben erschienen:

Vorlesungen über Bakterienenzyme. Von Dr. phil. Franz
Fuhrmann, Privatdoc.

für Technische Mykologie an der Technischen Hochschule und Bakteriologie an der Universität zu Graz. Mit 9 Abbildungen u. 5 graphischen Darstellungen im Text. Preis: 3 Mark 50 Pf.

Handbuch der Technischen Mykologie. Dritter Band.
Mykologie des Bodens, des Wassers und des Düngers. Unter Mitwirkung der Herren Prof.

Dr. J. Behrens in Augustenberg, Prof. Dr. M. Hahn in München, Reg.-Rat Dr. L. Hiltner in München, Mag. scient. H. Jensen in Buitenzorg, Prof. Dr. A. Koch in Göttingen, Prof. Dr. R. Kolkwitz in Charlottenburg, Dr. P. Miquel in Paris, Dr. W. Omelianski in St. Petersburg, Dr. A. Reinsch in Altona, Dr. W. Rullmann in München, Dr. A. Spieckermann in Münster i. W., Prof. Dr. C. Freiherr von Tubeuf in München, Dr. H. Wichmann in Wien, Prof. Dr. S. Winogradsky in St. Petersburg. Herausgegeben von Dr. Franz Lafar, o. ö. Prof. der Gärungsphysiologie und Bakteriologie an der k. k. Technischen Hochschule zu Wien. Mit 10 Tafeln und 90 Abbildungen im Text. Preis: 18 Mark. — Vierter Band. Spezielle Morphologie und Physiologie der Hefen und Schimmelpilze. Unter Mitwirkung der Herren Dr. A. Lau in Bremen, Prof. Dr. M. Hahn in München, Alb. Klöcker in Kopenhagen, Prof. Dr. G. Lindau in Berlin, Prof. Dr. R. Meisner in Weinsberg, Prof. Dr. H. Müller-Thurgau in Wädenswil, Dr. R. Rapp in München, Prof. Dr. C. Wehmer in Hannover, Dr. H. Wichmann in Wien, Prof. Dr. H. Will in München. Herausgegeben von Dr. Franz Lafar, o. ö. Prof. der Gärungsphysiologie an der k. k. Technischen Hochschule zu Wien. Mit einer Tafel, einer Tabelle und 123 Abbildungen im Text. Preis: 17 Mark.

Das Werk wird in 5 Bänden vollständig. Von den noch nicht abgeschlossenen Bänden I, II und V liegen bereits mehrere Lieferungen vor.

Soeben erschienen:

**Mathematische u. mikroskopisch-anatomische Studien
über Blattstellungen** nebst Betrachtungen über den Schalenbau der
Miliolinien. Von Prof. Dr. G. van Iterson jun.

in Delft. Mit 16 Tafeln und 110 Textfiguren. Preis: 20 Mark.

**Grundriß einer Histochemie der pflanzlichen Genuß-
mittel.** Von Dr. Hans Mollath, Prof. der Botanik und Vorstand des pflanzen-
physiolog. Instituts der deutschen Universität Prag. Mit 15 Holz-
schnitten. Preis: 2 Mark.

Praktikum der Bakteriologie und Protozoologie. Von Dr.
Karl

Kißkalt, Privatdozent, Oberassistent am hygien. Institut der Universität Berlin und Dr. Max Hartmann, Privatdozent der Zoologie an der Universität und wiss. Hilfsarbeiter am Kgl. Institut für Infektionskrankheiten in Berlin. Mit 89 teils mehrfarbigen Abbildungen im Text. Preis: 4 Mark 50 Pf., geb. 5 Mark 50 Pf.

Vorlesungen über Bakterien. Von Dr. Alfred Fischer, o. Prof. der Botanik in Basel. Zweite vermehrte Auflage. Mit 69 Abbildungen. 1903. Preis: 8 Mark, geb. 9 Mark.

Zentralblatt für Bakteriell., Parasitenk. u. Infektionskrankh., Bd. XXII. Nr. 24/25 sagt über die erste Auflage:

... Das Buch ist von einem Botaniker geschrieben, und da wird man erwarten, daß das große Kapitel der Bakteriologie von ganz anderen Seiten in Bearbeitung genommen worden ist, als das gewöhnlich in den medizinischen Universitäten zu sein pflegt. Dieser Umstand hat uns in erster Linie bewogen, das Buch zu lesen, und wer es angefangen hat, wird es wohl erst dann bei Seite legen, wenn — allzu rasch — das Ende naht. Fischer versteht es, so angenehm und elegant vorzutragen, daß man bedauert, daß nicht noch mehr geboten ist. Dem Autor, dem durch eigene Forschung auf diesem Gebiete eine größere Erfahrung zu Gebote steht, ist es nicht zu verargen, wenn er an manchen Stellen etwas über's Ziel hinausschießt und seiner Subjektivität die Zügel etwas schießen läßt. Dadurch hat das Ganze aber nur gewonnen und der Leser erhält Anregung zum Nachdenken ...

Vorlesungen über Deszendenztheorien mit besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage, gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden. Von Dr. J. P. Lötzy. Erster Teil. Mit 2 Tafeln u. 124 Textfiguren. Preis 8 Mark, geb. 9 Mark.

Botanische Zeitung, 1906, Nr. 5:

... Für den einzelnen ist schon heute diese ganze Literatur kaum überschaubar, und deshalb ist Lötzy's Versuch einer allgemein verständlichen, zusammenfassenden Darstellung mit Freunden zu begrüßen.

Naturwissenschaftliche Wochenschrift. N. F. Bd. V. Nr. 23:

Das Buch Lötzy's ist besonders verdienstlich durch die Hervorkehrung der botanischen Tatsachen. Werke, die zur Begründung deszendenztheoretischer Ansichten vorwiegend zoologische Daten benutzen, sind zahlreich, während botanische Deszendenztheorien von dem Umfang der Lötzy'schen Schrift noch nicht existieren. Der Botaniker wird dem Verfasser daher besonders Dank wissen.

Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie.

Ein Beitrag zur „phylogenetischen Pflanzenhistologie“. Von Dr. Otto Porsch, Assistent am botanischen Institut der K. K. Universität in Wien. Mit 4 Tafeln und 4 Abbildungen im Text. Preis: 8 Mark.

Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen.

Vortrag, gehalten auf der 79. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Dresden am 16. September 1907 von Dr. Otto Porsch, Privatdozent für systematische Botanik an der K. K. Universität in Wien. Mit 14 Textabbildungen. Preis: 1 Mark 50 Pf.

Botanische Praktika zum Gebrauche in den Laboratorien und zum Selbstunterrichte. Von Dr. Arthur Meyer, o. Prof. der Botanik an der Universität Marburg. I. Teil: **Erstes Mikroskopisches Praktikum.** Eine Einführung in den Gebrauch des Mikroskops und in die Anatomie der höheren Pflanzen. Zum Gebrauche in den botanischen Laboratorien und zum Selbstunterrichte. Für Botaniker, Chemiker, Pharmazeuten, Studierende des höheren Lehramtes, Zoologen. Zweite Auflage. Mit 82 Abbildungen im Text. Preis: broschiert 5 Mark, gebunden 6 Mark. II. Teil: **Praktikum der botanischen Bakterienkunde.** Einführung in die Methoden der botanischen Untersuchung und Bestimmung der Bakterienspezies. Mit einer farbigen Tafel und 31 Textabbildungen. Preis: 4 Mark 50 Pf., geb. 5 Mark 20 Pf.

Gesundheits-Ingenieur, Jahrg. 26. Nr. 22. 1903:

Das Buch wird dem Bakteriologen, der sich mit solchen Fragen in erster Linie beschäftigen muß, trotzdem es nur ein Praktikum sein will, recht willkommen sein.

Soeben erschienen:

Die Flechtenstoffe in chemischer, botanischer, pharmakologischer und technischer Beziehung. Von Dr. W. Zopf, o. ö. Professor der Botanik und Direktor des botanischen Instituts der Universität Münster. Mit 71 Abbildungen im Text. Preis: 14 Mark.

PROGRESSUS REI BOTANICAE

FORTSCHRITTE DER BOTANIK
PROGRÈS DE LA BOTANIQUE
PROGRESS OF BOTANY

HERAUSGEGEBEN

VON DER

ASSOCIATION INTERNATIONALE DES BOTANISTES

REDIGIERT VON

DR. J. P. LOTSY

IN LEIDEN

ZWEITER BAND ⦿ ZWEITES HEFT



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1908

Inhaltsübersicht.

Seite

MOLL, J. W., Die Fortschritte der mikroskopischen Technik seit
1870

227

Verlag von **Gustav Fischer in Jena.**

Handbuch der Technischen Mykologie. Dritter Band. Mykologie des Bo-

dens, des Wassers und des Düngers. Unter Mitwirkung der Herren Prof. Dr. J. Behrens in Augustenberg, Prof. Dr. M. Hahn in München, Reg.-Rat Dr. L. Hiltner in München, Mag. scient. H. Jensen in Buitenzorg, Prof. Dr. A. Koch in Göttingen, Prof. Dr. R. Kolkwitz in Charlottenburg, Dr. P. Miquel in Paris, Dr. W. Omelianski in St. Petersburg, Dr. A. Reinsch in Altona, Dr. W. Rullmann in München, Dr. A. Spieckermann in Münster i. W., Prof. Dr. C. Freiherr von Tubeuf in München, Dr. H. Wichmann in Wien, Prof. Dr. S. Winogradsky in St. Petersburg. Herausgegeben von Dr. **Franz Lafar**, o. ö. Prof. der Gärungsphysiologie und Bakteriologie an der k. k. Technischen Hochschule zu Wien. Mit 10 Tafeln und 90 Abbildungen im Text. Preis: 18 Mark. — **Vierter Band. Spezielle Morphologie und Physiologie der Hefen und Schimmelpilze.** Unter Mitwirkung der Herren Dr. A. Bau in Bremen, Prof. Dr. M. Hahn in München, Alb. Klöcker in Kopenhagen, Prof. Dr. G. Lindau in Berlin, Prof. Dr. R. Meissner in Weinsberg, Prof. Dr. H. Müller-Thurgau in Wädenswil, Dr. R. Rapp in München, Prof. Dr. C. Wehmer in Hannover, Dr. H. Wichmann in Wien, Prof. Dr. H. Will in München. Herausgegeben von Dr. **Franz Lafar**, o. ö. Prof. der Gärungsphysiologie an der k. k. Technischen Hochschule zu Wien. Mit einer Tafel, einer Tabelle und 123 Abbildungen im Text. Preis: 17 Mark.

 Das Werk wird in 5 Bänden vollständig. Von den noch nicht abgeschlossenen Bänden I, II und V liegen bereits mehrere Lieferungen vor. 

Biochemie der Pflanzen. Von Dr. phil. et med. Friedrich Czapek, o. ö. Prof. der Botanik in Prag (jetzt in Czernowitz). Zwei Bände. Preis: 39 Mark, geb. 41 Mark 50 Pf.

Pharmaceutische Zeitung, Nr. 102, 1904:

... Wir glauben jedem die Anschaffung dieses Buches empfehlen zu dürfen, dessen Beruf oder Wissenschaft ihn mit pflanzenchemischen Problemen in Berührung bringt, und hierzu gehören unsere näheren Fachgenossen natürlich auch.

Vorlesungen über Bakterien. Von Dr. Alfred Fischer, o. Prof. der Botanik in Basel. Zweite ver- mehrte Auflage. Mit 60 Abbildungen. Preis: 8 Mark, geb. 9 Mark

Zentralblatt für Bakteriell., Parasitenk. u. Infektionskrankh., Bd. XXII, Nr. 24/25 sagt über die erste Auflage:

... Das Buch ist von einem Botaniker geschrieben, und da wird man erwarten, daß das große Kapitel der Bakteriologie von ganz anderen Seiten in Bearbeitung genommen worden ist, als das gewöhnlich in den medizinischen Hörsälen zu sein pflegt. Dieser Umstand hat uns in erster Linie bewogen, das Buch zu lesen, und wer es angefangen hat, wird es wohl erst dann beiseite legen, wenn — allzu rasch — das Ende naht. Fischer versteht es, so angenehm und elegant vorzutragen, daß man bedauert, daß nicht noch mehr geboten ist. Dem Autor, dem durch eigene Forschung auf diesem Gebiete eine größere Erfahrung zu Gebote steht, ist es nicht zu verargen, wenn er an manchen Stellen etwas übers Ziel hinausschießt und seiner Subjektivität die Zügel etwas schiefen läßt. Dadurch hat das Ganze aber nur gewonnen und der Leser erhält Anregung zum Nachdenken.

Vorlesungen über Bakterienenzyme. Von Dr. phil. Franz Fuhrmann, Privatdoc. für Technische Mykologie an der Technischen Hochschule und Bakteriologie an der Universität zu Graz. Mit 9 Abbildungen u. 5 graphischen Darstellungen im Text. Preis: 3 Mark 50 Pf.

Die Fortschritte der mikroskopischen Technik seit 1870

von
J. W. Moll.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	228
Kapitel I. <i>Allgemeine Übersicht über die Mikrotechnik um das Jahr 1870 und die Entwicklung derselben seit dieser Zeit</i>	232
§ 1. Der Arbeitsraum und die Beleuchtung	232
§ 2. Das Mikroskop und seine Nebenapparate	236
§ 3. Apparate, Methoden und Hilfsmittel zur Darstellung mikroskopischer Präparate	238
§ 4. Die weitere Behandlung der mikroskopischen Präparate	241
Kapitel II. <i>Einige wichtige spezielle Methoden der modernen Mikrotechnik</i>	250
A. Die der Technik auf dem Gebiete der tierischen Histologie entlehnten Methoden	250
Einleitung	250
§ 5. Die Fixierungsmethoden	251
§ 6. Die Färbungsmethoden	258
§ 7. Die Mikrotontechnik	263
Das Mikrotom	263
Die Einbettungsmethoden	269
Die Paraffineinbettung	271
Die Schnittbänder	271
Das Abziehen der Messer zur Erzielung sehr dünner Schnitte	273
Die Methode der mikroskopischen Präparate zweiter Ordnung	275
Die Celloidineinbettung	277
B. Die spezifisch botanischen Methoden	278
§ 8. Die plasmolytische Methode von de Vries	278
§ 9. Die Erhitzungsmethode van Wisselingh's	281
§ 10. Die Lösungsmethode van Wisselingh's	284
§ 11. Die Methode Gerassimoff's und die Centrifugal-methode	288
Zusammenfassung	289

Einleitung.

In der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts fand eine großartige Entwicklung unserer Kenntnisse des inneren Baues der Pflanzen statt. Selbstverständlich ging die Entwicklung der mikroskopischen Technik mit den Fortschritten der Anatomie zusammen, und bald fing man an, den auch in dieser Richtung sich stetig mehrenden Stoff zu sammeln. Bücher wurden geschrieben, welche dem anfangenden Mikroskopiker über diesen Gegenstand das Nötige lehren sollten. Die am meisten bekannten und besten Werke aus der Mitte des vorigen Jahrhunderts sind wohl: Hugo von Mohl's Mikrographie¹⁾, Schacht's Mikroskop²⁾, Harting's Mikroskop³⁾, Nägeli und Schwendener's Mikroskop⁴⁾ und Dippel's Mikroskop.⁵⁾

Im Jahre 1870 findet man also, abgesehen von den älteren Werken Mohl's und Schacht's, die 1866 und 1867, also vor kurzer Zeit erschienenen sehr ausführlichen Bücher Harting's, Nägeli und Schwendener's und Dippel's. Man kann sagen, daß die Kenntniss der mikroskopischen Technik um diese Zeit zu einem gewissen Abschluß gelangt war, die Instrumente, Hilfsapparate und Methoden hatten einen beträchtlichen Grad der Vervollkommnung erreicht, und vier sehr tüchtige Forscher hatten ihre eigene wie anderer Erfahrung eben zusammengestellt in Werke, welche noch jetzt in mancher Hinsicht ihren Wert behalten haben.

Auch kann man sagen, daß ungefähr von demselben Zeitpunkte an die Mikrotechnik in neue Bahnen sich zu bewegen anfängt, welche in den citierten Werken kaum vorgespiegelt waren. In den 70er Jahren werden die schon früher entdeckten Anilinfarben in großem

¹⁾ Hugo von Mohl, Mikrographie oder Anleitung zur Kenntniss und zum Gebrauche des Mikroskops. 1846.

²⁾ H. Schacht, Das Mikroskop und seine Anwendung, insbesondere für Pflanzenanatomie. Zugleich ein einleitender Unterricht in der Physiologie der Gewächse. 1855.

³⁾ In holländischer Sprache: P. Harting, Het Mikroskoop, deszelfs gebruik, geschiedenis en tegenwoordige toestand. Een handboek voor Natuur- en Geneeskundigen. 4 Bände. 1848. Von diesem Buche erschien, 1859 in erster, 1866 in zweiter Auflage, eine deutsche Übersetzung, die letztere unter dem Titel: Das Mikroskop. Theorie, Gebrauch, Geschichte und gegenwärtiger Zustand desselben, von P. Harting. Deutsche Originalausgabe, vom Verfasser revidiert und vervollständigt. Herausgegeben von Wilh. Theile. In 3 Bänden. Beim Citieren werde ich mich immer auf diese Ausgabe beziehen.

⁴⁾ C. Nägeli und S. Schwendener, Das Mikroskop. Theorie und Anwendung desselben. 1. Aufl. 1867. 2. Aufl. 1877.

⁵⁾ L. Dippel, Das Mikroskop und seine Anwendung. 2 Teile. 1. Aufl. 1867, 2. Aufl. 1. Teil 1882; 2. Teil 1. Abt. 1896. Ohne nähere Andeutung beziehen sich die Citate im folgenden auf die erste Auflage.

Maßstabe in der Wissenschaft angewandt, und bildet sich die heutige Färbetechnik aus, welche schon 1854 mit Hartig angefangen hatte.¹⁾ Und in Verbindung mit den Färbungsmethoden fingen auch andere Zweige der modernen Mikrotechnik, die Fixierungsmethoden und die Mikrotomtechnik, an, sich zu entwickeln.

Dazu kommt, daß ich selbst im Jahre 1870 als Student, unter der vortrefflichen Leitung meines im vorigen Jahre entschlafenen Lehrers C. A. J. A. Oudemans, zuerst anfang, mikroskopisch zu arbeiten. Oudemans war ein sehr tüchtiger Mikroskopiker, der sich um die Einführung der Mikroskopie auf botanischem und pharmakognostischem Gebiete in die Niederlande sehr verdient gemacht hat. Ich kann also aus eigener Erfahrung beurteilen, wie die Verhältnisse damals lagen, und war imstande, die Entwicklung der neueren Mikrotechnik seit 1870 zu verfolgen.

Das alles zusammengekommen scheint es mir gerechtfertigt, für die Betrachtungen, welche den Gegenstand dieses Aufsatzes bilden, das Jahr 1870 als Ausgangspunkt zu wählen.

Ich werde bei der Darstellung des damaligen Zustandes in erster Linie die Werke von Harting und Dippel berücksichtigen; beide behandeln nicht nur das Mikroskop selbst, sondern auch die eigentliche Mikrotechnik sehr ausführlich, während die Arbeit Nägeli's und Schwendener's einen mehr theoretischen Charakter hat.

Dabei muß allererst, als für die damalige Zeit bezeichnend, hervorgehoben werden, daß in ihren Werken eine Verteilung der Arbeit noch fehlt, welche seitdem vollständig stattgefunden hat. Beide Autoren besprechen ebensowohl die Methoden der tierischen wie die der pflanzlichen Histologie und Anatomie. Es ist aber ohne weiteres klar, daß ich hier nur die botanische Mikrotechnik behandeln werde.

Aber auch wenn ich mit dieser Einschränkung, selbst in knappster Fassung, die Entwicklung aller Gegenstände behandeln wollte, welche in den beiden citierten Werken enthalten sind, so würde ich weit über den mir gestatteten Raum hinausgehen müssen. Es wird also nötig sein, zu einer Begrenzung des zu behandelnden Stoffes zu kommen, und es zeigt sich dann bald, daß beide Autoren ausführlich handeln über Gegenstände, welche eine besondere Berichterstattung in dieser Zeitschrift verlangen und gewiß auch finden werden.

Als solche Gegenstände, welche in diesem Aufsätze nur flüchtig gestreift oder ganz übergangen werden, möchte ich drei hervorheben: erstens das Mikroskop und seine Nebenapparate, zweitens die Mikrophotographie und drittens die Projektion mikroskopischer Präparate.

¹⁾ Man vergleiche über diesen Gegenstand: H. Gierke, Färberei zu mikroskopischen Zwecken. Ztschr. f. wiss. Mikr., I, 1884, S. 62.

Die Beschreibung des Mikroskops und seiner vielseitigen Nebensysteme und der in beiden Richtungen gemachten Fortschritte verlangt andere Kenntnisse und größtenteils auch andere Leser, als die Behandlung der mikroskopischen Technik im engeren Sinne. Dennoch läßt sich bei dieser das Mikroskop schwerlich ganz ausschließen. Aber es wird genügen, darüber nur so viel mitzuteilen, als nötig ist, um die Tätigkeit des mikroskopierenden Botanikers um das Jahr 1870 und die Abänderungen, welche darin seit dieser Zeit stattgefunden haben, recht zu verstehen.

Über Mikrophotographie und Projektion werde ich ganz schweigen.

Was die Mikrophotographie angeht, diese Kunst hat gewiß in den letzten Jahrzehnten außerordentliche Fortschritte gemacht, hat aber ihre eigene Technik, welche mit der der Mikroskopie im engeren Sinne in manchen Punkten wenig auszustehen hat, so daß es den Vorzug verdient, sie für sich zu besprechen. Dazu kommt, daß eine Behandlung dieses Themas zurzeit weniger nötig ist, da eine neue Auflage des ausgezeichneten Werkes von R. Neuhauf¹⁾ eben erschienen ist.

Über die Projektion ließe sich manches sagen, aber es wäre vielleicht verfrüht, schon jetzt darüber an dieser Stelle zu berichten. Dazu kommt, daß die Projektion fast ausschließlich Demonstrationszwecken dient und erst in zweiter Linie für wissenschaftliche Untersuchungen von Bedeutung ist. Eine Besprechung dieser Kunst würde also eigentlich nur diejenigen interessieren, welche als Lehrer auftreten, und noch dazu sich berufen fühlen, bei ihren Vorlesungen Mikroprojektionen zu benutzen.

Nach diesen Einschränkungen bleiben diejenigen Gegenstände der Mikrotechnik zur Behandlung übrig, an denen alle Botaniker mehr oder weniger Interesse haben; die Instrumente kommen etwas mehr in den Hintergrund, in den Vordergrund dagegen treten diejenigen Manipulationen und Methoden, an welchen der Botaniker selbst mehr aktiv beteiligt ist.

Es fragt sich nun, wie die Besprechung dieser Themata aus der Mikrotechnik im engeren Sinne sich zu gestalten hat. Denn eine auch nur einigermaßen erschöpfende Darstellung der verschiedenen hierher gehörenden Gegenstände würde mich noch viel zu weit führen. Eine solche Behandlung wäre aber auch vollkommen überflüssig, denn es kann keineswegs die Absicht dieser Abhandlung sein, bis ins einzelne hinabzugehen. Wer sich praktisch über den jetzigen Stand der Mikrotechnik unterrichten will, weil er z. B. ein Mikrotom kaufen will, für das Studium bestimmter Protoplasmastrukturen ein geeignetes Fixierungsmittel sucht, oder verschiedene Färbungsverfahren auspro-

¹⁾ R. Neuhauf, Lehrbuch der Mikrophotographie, 3. Aufl., 1907.

bieren will, der findet eine Fülle der Belehrung in verschiedenen ausgezeichneten Handbüchern der jetzigen Zeit und auch in den ausführlichen, beschreibenden Katalogen vieler größeren Firmen.¹⁾

Hier aber, wo es sich um die Kenntnis der Fortschritte eines bestimmten Teiles der Wissenschaft handelt, kann im Gegenteil nur die Rede sein von einer auf allgemeine Gesichtspunkte sich stützende Darstellung der Hauptmomente in der mikroskopischen Technik. Und es scheint mir, daß eine Hauptaufgabe solcher Darstellung, soll sie fruchtbar sein, auch darin gesucht werden muß, daß sie den jüngeren Botanikern wenigstens einige Richtungen zeigt, in denen die Mikrotechnik in nächster Zukunft weiter ausgebildet werden kann. Um so mehr gibt es Gründe für eine solche Behandlung, weil in der Botanik auf diesem Gebiete eigentümliche Verhältnisse obwalten. Einerseits nämlich gibt es Methoden, welche die Botanik ganz den Schwesterwissenschaften, die sich mit der Erforschung des tierischen Organismus befassen, verdankt, und diese Methoden haben sich glücklicherweise jetzt ganz eingebürgert. Andererseits aber scheint es mir, daß einige spezifisch botanische, ebenfalls vortreffliche Methoden nicht genügend als solche gewürdigt werden, teilweise selbst mit entschiedenem Unwillen empfangen sind. Einen Versuch zu wagen, die Bedeutung solcher Methoden für die Mikrotechnik hier auseinanderzusetzen, ist in der Tat eine dankbare Aufgabe.

Selbstverständlich wird eine solche Auffassung meiner Aufgabe an manchen Stellen zu einer etwas ungleichmäßigen Behandlung des Stoffes führen: an und für sich sehr interessante Instrumente und Methoden, welche aber keine Veranlassung zur Besprechung allgemeinerer Gesichtspunkte geben und sich einer allgemeinen Würdigung erfreuen, werden natürlich etwas in den Hintergrund gedrängt. Ich hoffe aber, daß es mir gelingen wird, meinen Zweck zu erreichen, ohne dem Ebenmaß der Darstellung allzusehr zu schaden.

Ich werde nun zuerst versuchen, eine allgemeine Übersicht zu geben über den Zustand der botanischen Mikrotechnik um das Jahr 1870, und daran knüpfend die hauptsächlichsten Verbesserungen zu besprechen, welche die damals üblichen Methoden und Instrumente erfahren haben; auch einige seit dieser Zeit neu erfundene Methoden werden hier Erörterung finden. Aber es wird ebenfalls nötig sein, in

¹⁾ Es ist nicht nötig, hier eine vollständige Übersicht der jetzt gebräuchlichen Hand- und Lehrbücher zu geben, in welchen man für Botaniker die Mikrotechnik behandelt findet. E. Strasburger, Das botanische Praktikum, 4. Aufl., 1902, findet sich wohl in aller Hände. Dippel's schon oben citiertes Werk ist in der zweiten Auflage noch immer sehr Beachtung wert. A. Zimmermann, Die Botanische Mikrotechnik, kann jedem Botaniker empfohlen werden. Auch sei die ausgezeichnet redigierte Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie hier erwähnt, welche in keinem botanischen Laboratorium fehlen darf.

einem zweiten Kapitel einige Methoden zu besprechen, welche sich jetzt in den Vordergrund der botanischen Forschung drängen und von denen im Jahre 1870 kaum die Rede war, so daß es besser ist, sie nicht in die allgemeine Übersicht hineinzuzwängen.

Kapitel I.

Allgemeine Übersicht über die Mikrotechnik um das Jahr 1870 und die Entwicklung derselben seit dieser Zeit.

§ 1. Der Arbeitsraum und die Beleuchtung.

Von größter Bedeutung für den Mikroskopiker ist selbstverständlich die Einrichtung des Beobachtungszimmers. Bei Harting¹⁾ und Dippel²⁾ findet man denn auch die Anforderungen besprochen, welche man einem solchen Raume stellen muß. Hauptsache ist dabei natürlich die Beleuchtung, und von beiden Autoren wird ein Fenster nach der Nordseite empfohlen. Harting meint aber, daß ein Fenster nach Süden, von dem durch passend angebrachte Schirme das direkte Sonnenlicht abgehalten werden kann, doch den Vorzug verdient. Dieser Vorzug ist noch jetzt in seinem Laboratorium von seinem Nachfolger gewissermaßen beibehalten.

Künstliche Beleuchtung spielte zu dieser Zeit jedenfalls keine große Rolle. Dippel erwähnt dieselbe nicht, aber Harting³⁾ behandelt schon die Prinzipien und auch die theoretischen Vor- und Nachteile künstlicher Beleuchtung sehr ausführlich und vollkommen richtig. Dennoch waren zu dieser Zeit die verwendbaren Lichtquellen derartige, daß einer Verbreitung der künstlichen Beleuchtung sehr enge Grenzen gesteckt waren.

Wenn wir nun fragen, welche Anforderungen wir jetzt, in den neueren Laboratorien, den Arbeitsräumen für mikroskopische Beobachtungen stellen, so macht sich ein sehr bedeutender Fortschritt bemerkbar, sicher auch im Zusammenhang mit der Tatsache, daß, wo früher nur einzelne Laboranten vorkamen, jetzt eine große Zahl sich oft zu gleicher Zeit mit mikroskopischen Arbeiten beschäftigt.

¹⁾ Harting, l. c. II, S. 56.

²⁾ Dippel, l. c. I, S. 292.

³⁾ Harting, l. c. I, S. 252.

Im allgemeinen wird man auch jetzt noch¹⁾, zumal bei Räumen, welche speziell für mikroskopische Arbeiten bestimmt sind, z. B. bei Lokalen für praktische Übungen, die Richtung nach Norden für die Fenster vorziehen. Aber es ist dabei zu beachten, daß im Sommer in unseren Breiten die Sonne etwa um 3 oder $\frac{1}{2}$ 4 Uhr anfängt, ihre Strahlen durch nach Norden gekehrte Fenster hineinzuwurfen. Es soll also die Hauptlichtwand eines Mikroskopierzimmers nicht voll nach Norden, sondern so weit nach Nordosten gerichtet sein, daß im Hochsommer die Morgensonne die Fenster etwa um 8 Uhr vormittags verläßt. Man sieht sie dann den ganzen Tag nicht wieder, und hat noch dazu den Vorteil, daß der Arbeitsraum in heißen Tagen kühl bleibt, weil er nur in den kühleren frühen Morgenstunden besonnt ist.

In einem gut eingerichteten Laboratorium wird man jetzt auch verlangen, zumal für Zimmer, in denen mehrere Laboranten zugleich arbeiten, daß in den Fenstern sich Spiegelglasscheiben befinden. Das hängt mit der jetzt viel allgemeineren Benützung des Beleuchtungsapparates am Mikroskop zusammen. Auch früher gab es zwar solche in verschiedenen Formen²⁾, aber erst nach der Erfindung des Abbeschen Kondensors kam dasselbe in jedermanns Hände. Nun aber machte sich auch der Nachteil geltend, daß, wenigstens bei schwachen Vergrößerungen, Gegenstände vor dem Mikroskop sich in der Bildfläche abzeichnen, und so wurde es nötig, die Fenster mit Spiegelglasscheiben zu versehen, wie das jetzt in den neueren Laboratorien überall der Fall ist. Eine sehr erhebliche allgemeine Verbesserung der Beleuchtung und ein viel bequemerer Arbeiten ist damit Hand in Hand gegangen.

Künstliche Beleuchtung mittels verschiedener Lichtquellen hat man seit 1870 vielfach angewandt. Petroleum- und Gaslampen hat man benützt, in neuerer Zeit auch das Auer'sche Gasglühlicht³⁾, welches Arthur Meyer⁴⁾ in Verbindung mit einem parabolischen Spiegel und einer matten Glasscheibe verwendet hat. Bei dem Beleuchtungsapparat von Kochs-Wolz⁵⁾ findet die Fortleitung des Lichtes, von einer Petroleum-, später von einer Zirkonlampe, durch totale Reflexion in einem Glasstabe statt. Aber alle diese Einrichtungen sind umständlich, vielleicht für den Einzelmikroskopiker von Bedeutung, aber jedenfalls nicht geeignet für Arbeits-

¹⁾ Allerdings sagt Strasburger, Das botanische Praktikum, 4. Aufl., S. 27: „Jede Lage des Fensters ist gut, wenn letzteres freien Ausblick hat.“

²⁾ Harting, l. c. III, S. 304; Dippel, l. c. I, S. 219.

³⁾ K. Bürkner, Über das Auer'sche Gasglühlicht als Lichtquelle für das Mikroskopieren. Ztschr. f. wiss. Mikr., IV, 1887, S. 35.

⁴⁾ A. Meyer, Eine Mikroskopierlampe. Ztschr. f. wiss. Mikr., XVIII, 1901, S. 144.

⁵⁾ P. Schiefferdecker, Die Kochs-Wolz'sche Mikroskopierlampe. Ztschr. f. wiss. Mikr., VII, 1890, S. 450; VIII, 1891, S. 53.

räume, in welchen eine größere Zahl von Laboranten zugleich Platz finden soll.

Die Frage der künstlichen Beleuchtung endgültig zu lösen, heißt allererst eine Beleuchtung des Arbeitszimmers selbst einzuführen, bei welcher man alle Präparationsarbeiten ebensogut ausführen kann, wie bei Tageslicht, und dazu eine Beleuchtung des Mikroskops, welche dem Tageslicht in jeder Hinsicht ebenbürtig ist und ohne alle Umstände sich anbringen läßt, während das Mikroskop in genau derselben Weise wie bei Tageslicht benützt wird. Das alles ist jetzt mit Hilfe des sich mehr und mehr bahnbrechenden elektrischen Lichtes vollkommen erreicht.

Man kann den Arbeitsraum mit umgekehrten Bogenlampen beleuchten, welche ein diffus reflektiertes Licht fast ohne Schatten geben, dem Tageslicht in mancher Hinsicht ganz nahe kommend. Vor jedem Mikroskop stellt man eine kleine, kubische, ungefähr 9 cm hohe, elektrische Mikroskopierlampe, wie sie nach den Angaben von Frl. Tammes¹⁾ konstruiert worden ist, und man bekommt so eine weiße Beleuchtung, welche dem Tageslicht für gewöhnliche Vergrößerungen nicht nachsteht.

Wer einmal einen so eingerichteten Mikroskopierraum, wie er sich seit 7 Jahren im Laboratorium zu Groningen befindet, in Gebrauch gesehen hat, dem wird es deutlich sein, daß die Frage der künstlichen Beleuchtung zum Zwecke des Mikroskopierens endgültig gelöst ist. Wenn man so eingerichtet ist, braucht man sich vor den dunklen Wintertagen, welche fast jede mikroskopische Beobachtung bei Tageslicht unmöglich machen, in keiner Weise mehr zu fürchten, auch nicht, wo es praktische Übungen mit sehr zahlreichen Laboranten gilt. In dieser Hinsicht ist der Unterschied mit dem Zustande um 1870 wirklich sehr groß.

Auch für feinere wissenschaftliche Beobachtungen mit starken Vergrößerungen hat das elektrische Licht Vorzügliches geleistet. von Wendt hat in einer kurzen Mitteilung²⁾ die Nernstlampe

¹⁾ Tine Tammes, Eine elektrische Mikroskopierlampe. Ztschr. f. wiss. Mikr., XVIII, 1901, S. 280. Die Glühlampen stehen jetzt bis zu einer Stärke von 20 Kerzen zur Verfügung. Eine Lampe, welche geeignet wäre, dieselben Zwecke zu erfüllen, wie die hier beschriebene, wurde von Poll konstruiert: H. Poll, Eine neue elektrische Mikroskopierlampe. Ibid., S. 413. Diese Lampe von 3 bis 7 Volt und 4 bis 5 Kerzen verlangt Ausschaltung des Mikroskopspiegels. Sie wird aber nach brieflicher Mitteilung der Firma Ernst Leitz, Vertreter: Franz Bergmann, nicht mehr angefertigt, da die erforderlichen kleinen Glühlampen von zu kurzer Brenndauer waren. W. Scheffer empfiehlt (ibid. S. 405) ein besonders konstruiertes Glühlämpchen für Mikrophotographie zur Benutzung ohne Kondensorsystem.

²⁾ G. von Wendt, Eine ausgezeichnete Beleuchtungsquelle für mikroskopische Zwecke. Ztschr. f. wiss. Mikr., XVIII, 1901, S. 417. A. Greil, Ztschr. f. wiss. Mikr., XXIII, 1906, S. 285, bestätigt die Angaben von Wendt's.

zum Mikroskopieren empfohlen, und ich kann, nach einer Erfahrung mehrerer Jahre, nur bestätigen, daß die Nernst'sche Lampe als Lichtquelle für den Mikroskopiker von großer Bedeutung ist. In dem Laboratorium zu Groningen wird zu feineren Arbeiten mit Vorliebe eine Nernstlampe benutzt, welche, ebenfalls nach den Angaben von Frl. Tammes, auf ein hölzernes Gestell montiert worden ist. Sie befindet sich ganz kurz vor dem Spiegel des Mikroskops, der von einem blauen Glase bedeckt ist. Man bekommt so ein vollkommen weißes Licht, das aber auch dem besten Tageslichte, selbst an den schönsten Sommertagen, entschieden an Helligkeit und Gleichmäßigkeit überlegen ist, und sich somit vortrefflich zum Arbeiten mit starken Systemen und bedeutenden Vergrößerungen eignet.

Die Arbeitstische sind jetzt im allgemeinen, vielleicht in Zusammenhang mit der besseren Einrichtung der Laboratorienräume selbst, einfacher eingerichtet, als dies früher der Fall war. Einen Präpariertisch, wie man denselben auf dem Umschlage des zweiten Bandes von Harting's Werk¹⁾ abgebildet findet, wird kaum jemand mehr begehren und auch der von Dippel²⁾ beschriebene Tisch würde jetzt den meisten als zu kompliziert gelten.

Eine große Verbesserung aber, wenn es gilt, sehr feine Strukturen zu beobachten, ist der Flögel'sche Dunkelkasten und zwar in der viel besseren Form, welche Engelmann³⁾ demselben später gegeben hat. Dieser Kasten sollte in keinem Laboratorium fehlen, scheint aber in botanischen Kreisen nicht genügend bekannt zu sein, weshalb es vielleicht gut ist, hier ein paar Worte über die Einrichtung desselben zu sagen. Der Oberkörper des Beobachters befindet sich in dem hölzernen, auf den Tisch gestellten, hinten durch Gardinen abgeschlossenen Kasten, in welchem auch das Mikroskop steht. Dessen Spiegel empfängt das nötige Licht von außen durch einen schiefgestellten Blechtrichter. Einen Teil der Vorderwand, zur rechten Seite des Beobachters, kann man nach oben schieben und das durch dieses Fenster hineinfallende Licht gestattet es, bei Benutzung des Dunkelkastens auch Zeichnungen anzufertigen, was einen großen Vorteil gewährt. Nach anderer und eigenen Erfahrungen ist das Auge mit Hilfe dieser Einrichtung imstande, vieles leicht zu beobachten, welches beim Mikroskopieren im hellbeleuchteten Zimmer nicht oder schwerlich gesehen werden könnte.

¹⁾ auch II, S. 58.

²⁾ Dippel, I, c. I, S. 294.

³⁾ Th. W. Engelmann, Mikrometrische Untersuchungen an kontrahierten Muskelfasern. Pflüger's Archiv, XXIII. 1880, S. 577, teilt mit, daß er sich seines Dunkelkastens in Veranlassung einer brieflichen Mitteilung von Flögel bedient. J. H. L. Flögel, Mein Dunkelkasten. Zool. Anzeig., VI, 1883, S. 566, benutzte diesen Kasten im Jahre 1883 schon seit 14 Jahren.

§ 2. Das Mikroskop und seine Nebenapparate.

Oben habe ich auseinandergesetzt, weshalb ich es nicht für meine Aufgabe halte, hier ausführlich über diesen Gegenstand zu berichten, so daß ich mich mit einigen allgemeinen Angaben begnügen werde.

In den Vordergrund stelle ich, daß man schon im Jahre 1870 zu mäßigen Preisen ausgezeichnete Mikroskope bekommen konnte. Ohne die Bedeutung der seitdem eingeführten apochromatischen Linsen auch nur im geringsten herabsetzen zu wollen, wird man doch zugeben müssen, daß sie, zumal in der Botanik, eine relativ beschränkte Anwendung gefunden haben und daß z. B. nicht neue Entdeckungen auf anatomischem Gebiete von ihrer Einführung die Folge waren. Die meisten unserer Mikroskopiker benutzen zwar die Apochromate gern und mit Erfolg, aber arbeiten doch im gewöhnlichen Leben meist mit achromatischen Linsen. Diese haben zweifellos seit 1870 Verbesserungen erfahren, aber auch Systeme aus dieser Zeit kann man, was ihre optischen Leistungen betrifft, oft noch mit Vorteil benutzen.

Wasserimmersionssysteme waren um 1870 schon längst bekannt¹⁾: die Ölimmersion wird von Harting²⁾ zwar als etwas Wünschenswertes, aber zugleich als etwas praktisch Unerreichbares vorgestellt. Er bezweifelt sogar, daß solche Systeme jemals in allgemeineren Gebrauch kommen dürften. Die relativ bald nachher erfolgte allgemeine Einführung der homogenen Immersion muß ebenfalls gewiß als eine wichtige Neuerung betrachtet werden, welche selbst vielleicht für die Entwicklung der Bakteriologie maßgebend gewesen ist, ohne daß man dasselbe für die Botanik im allgemeinen behaupten dürfte.

Über die Entdeckungen der letzten Jahre läßt sich vorläufig noch nicht viel sagen. Es wäre gewiß verfrüht, hier die Bedeutung der Apparate zur Untersuchung ultramikroskopischer Teilchen nach Siedentopf und Zsigmondy erörtern zu wollen. Die Untersuchung botanischer Objekte mittels dieser Methode ist eben erst in ihrem Anfangsstadium.³⁾

Auch über die Bedeutung der Mikrophotographie mit ultravioletttem Licht⁴⁾ läßt sich zurzeit noch wenig aussagen. Aber wahrscheinlich ist es, daß beide Methoden auch für die Botanik von großer Bedeutung sein werden.

¹⁾ Harting, l. c. I, S. 159.

²⁾ l. c., S. 161.

³⁾ N. Gaidukov. Über Untersuchungen mit Hilfe des Ultramikroskopes nach Siedentopf. Ber. d. d. bot. Ges., XXIV, 1906, S. 107. Derselbe, Weitere Untersuchungen usw. Ibid., S. 155.

⁴⁾ A. Köhler, Mikrophotographische Untersuchungen mit ultravioletttem Licht. Ztschr. f. wiss. Mikr., XXI, 1904, S. 129.

Zusammenfassend kommen wir also zu dem Schlusse, daß in optischer Hinsicht die alltägliche mikroskopische Arbeit des jetzigen Botanikers gar nicht in scharfem Gegensatze zu dem um 1870 herrschenden Zustande steht.

Aber dennoch haben seit dieser Zeit drei Nebenapparate sich eingebürgert, welche zwar den Preis der Mikroskope relativ nur um ein Geringes erhöht haben, aber nichtsdestoweniger als hochwichtige Neuerungen zu begrüßen sind. Ich meine den Abbé'schen Kondensor, den Revolver und die Irisblende. Es scheint mir nötig, über diese Apparate hier ein paar Worte zu sagen, weil ihre Einführung sowohl für die alltägliche Arbeit jedes Botanikers wie auch für die Benutzung der neueren mikrotechnischen Methoden von Bedeutung gewesen ist.

Auf die theoretische und praktische Bedeutung des Abbé'schen Beleuchtungsapparates braucht kaum hingewiesen zu werden. Es hat nicht nur die Leistung der stärkeren Systeme außerordentlich gesteigert, und, durch die Möglichkeit der Anwendung des Farbbildes, die Bedeutung der Färbungen sehr erhöht, sondern es ist auch bei der gewöhnlichen Arbeit mit mittleren Vergrößerungen von größtem Nutzen, wie jeder, der früher ohne Beleuchtungsapparat arbeitete, fortwährend empfindet.

Harting¹⁾ erwähnt zwar schon ein „Revolver-porte-Objectif“ von Nachet, aber die Revolver sind doch erst in den 80er Jahren allgemein benutzt worden und ebenso die Irisblende. Auch die Bedeutung dieser zwei einfachen Nebenapparate läßt sich nicht hoch genug anschlagen. Es ist doch von jeher und mit vollem Rechte für hochwichtig gehalten, daß man seine Präparate stets sowohl bei starker wie bei schwacher Vergrößerung beobachten sollte. Das ist für jede, auch die einfachste mikroskopische Beobachtung stets von Bedeutung. Ebenso war es eine alte Regel, daß man oft seine Blenden wechseln sollte, weil die Beobachtung dadurch sehr viel besser wird.

Nun könnte man meinen, das Wechseln der Objektive und Blenden wäre auch ohne Revolver und Irisblende möglich. Wer aber früher ohne diese Apparate täglich mikroskopisch arbeitete, der weiß, wie relativ selten es auch bei den besten Grundsätzen dazu kam, das eine Objektiv ab- und das andere anzuschrauben, oder eine Blende herauszunehmen und durch eine andere zu ersetzen. Pringsheim hat sich schon vor Jahren dahin geäußert, daß es ihm ohne Revolver nicht möglich gewesen wäre, manche seiner klassischen Untersuchungen über niedere Pflanzen zu unternehmen. Und wie wäre es ohne Revolver möglich, täglich lange Schnittserien zu unter-

¹⁾ Harting, l. c. III, S. 164.

suchen? Die jüngeren Mikroskopiker, welche nie ohne Revolver und Irisblende arbeiteten, werden leicht einsehen können, daß die moderne Mikrotechnik den günstigen Einfluß dieser Vorrichtungen empfunden hat, aber sie werden sich kaum vorstellen können, wie außerordentlich viel leichter, genauer und auch angenehmer jede, auch die einfachste mikroskopische Beobachtung jetzt stattfindet.

Der sonstigen Nebenapparate des Mikroskops bestehen um 1870 schon viele. Harting wie Dippel geben mehr oder weniger ausführliche Beschreibungen von beweglichen und drehbaren Objektischen, Meß-, Zeichen-, Polarisationsapparaten usw. Das alles kann hier beiseite gelassen werden.

Nur auf zwei für den Botaniker hochwichtige Nebenapparate, welche 1882 und 1888 von Engelmann erfunden und von der Firma Zeiß angefertigt wurden, möchte ich hier die Aufmerksamkeit lenken. Ich meine das Mikrospektralobjektiv¹⁾ zur Beobachtung der Wirkung einzelner Spektralfarben auf mikroskopische Objekte und das Mikrospektralphotometer²⁾ zur quantitativen Analyse der Farbe mikroskopischer Objekte. Die grundlegenden und für die Botanik so höchst bedeutungsvollen Untersuchungen, welche Engelmann mit Hilfe dieser sinnreichen Instrumente, in Verbindung mit seiner Bakterienmethode, angestellt hat, sind seit Jahren als klassisch anerkannt, so daß es unnötig ist, hier über ihre Resultate zu berichten. Es scheint mir, daß diese Versuche in jedem botanischen Laboratorium von Zeit zu Zeit wiederholt zu werden verdienen.

Bezeichnend für den Aufschwung, den die Anfertigung von Mikroskopen und Nebenapparaten genommen hat, ist sicher die Tatsache, daß die Carl Zeiß-Stiftung in Jena ein Lehrinstitut für wissenschaftliche Mikroskopie begründet hat.³⁾

§ 3. Apparate, Methoden und Hilfsmittel zur Darstellung mikroskopischer Präparate.

Auch auf diesem Gebiete kann man sagen, daß im Jahre 1870 vieles vorhanden war, das wir jetzt noch benutzen, wenn auch freilich in fast jeder Richtung Verbesserungen zu verzeichnen sind.

¹⁾ Th. W. Engelmann, Über Sauerstoffausscheidung von Pflanzenzellen im Mikrospektrum. Bot. Ztg., XI, 1882, Sp. 419, und Pflüger's Archiv, XXVII, 1882, S. 485.

²⁾ Th. W. Engelmann. Untersuchungen über die quantitativen Beziehungen zwischen Absorption des Lichtes und Assimilation in Pflanzenzellen. Bot. Ztg., XLII, 1884, Sp. 81. Derselbe, Das Mikrospektrometer. Ztschr. f. wiss. Mikr., V, 1888, S. 289.

³⁾ H. Ambronn, Über Institute für wissenschaftliche Mikroskopie und deren Aufgaben. Ztschr. f. wiss. Mikr., XXIV, 1907, S. 1.

Rasiermesser bildeten sonst wie jetzt einen sehr wichtigen Teil der Ausrüstung des mikroskopierenden Botanikers, und die älteren Mikroskopiker verstanden es recht gut, selbst ihre Messer zu schleifen. Harting und Dippel geben darüber ausführliche Anweisungen; beide empfehlen die Benutzung von Spiegelglasplatten, auf welchen Harting¹⁾ rät, als Schleifpulver geschlemmtes Tripelpulver zu gebrauchen, während nach Dippel²⁾ kein Verfahren sich zur Politur besser eignet, als das schon von Hugo von Mohl empfohlene mittels Wiener Kalk. Beide Verfahren kann ich aus eigener Erfahrung³⁾ als vorzüglich bezeichnen, und ich glaube, daß in dieser Richtung die älteren Botaniker im allgemeinen Besseres leisteten als die jetzigen. Rasiermesser zu schärfen ist nicht eben eine leichte Aufgabe, und doch sollte jeder Botaniker diese Kunst verstehen, wenn er nicht oft gezwungen sein will, mit stumpfen Messern zu arbeiten. Wenige Mechaniker verstehen es, die Messer so abzuziehen, daß sie für die Zwecke des Botanikers ganz taugen, und die amerikanischen Schleifmaschinen⁴⁾ können zwar sehr gut dazu dienen, in verzweifelten Fällen Laboranten das Weiterarbeiten zu ermöglichen, liefern aber im Grunde genommen nur schlechte Arbeit.

Erhärtungsmethoden. Um aus weichen Organen dünne Schnitte anfertigen zu können, bediente man sich schon um 1870 verschiedener Erhärtungsmethoden. Man bewirkte, je nach Umständen, die Erhärtung durch Trocknen oder die Einwirkung von flüssigen Reagentien, und bei pflanzlichen Objekten wurde dazu, so wie noch jetzt, mit Vorliebe Alkohol benutzt. Auch Kork und Hollundermark spielten, wie jetzt, bei der Anfertigung der Präparate eine große Rolle.

Einbettung von Objekten z. B. in Gummi fand gelegentlich statt, aber etwas, das mit unseren jetzigen Einbettungsverfahren, über welche unten ausführlich gesprochen wird, zu vergleichen wäre, kannte man damals nicht.

Mikrotome waren im Jahre 1870 zwar bekannt, aber hatten sich nur eines sehr geringen Beifalls zu erfreuen. Harting⁵⁾ bezeichnet als Mikrotome nicht nur die Instrumente, welche wir jetzt so nennen, sondern auch eine Art Scheren, welche er beschreibt. Von den eigentlichen Mikrotomen sagt er: „Immer aber werden der-

¹⁾ Harting, l. c. II, S. 63.

²⁾ Dippel, l. c. I, S. 255.

³⁾ J. W. Moll, Het slijpen van microtoom-messen. Bot. Jaarb. Dodonaea, III, 1891, S. 541.

⁴⁾ Razor honing Machine, No. 3 der Universal Sharpening Machine Co. Fisher Building, 277—285 Dearborn Street, Chicago.

⁵⁾ Harting, l. c. II, S. 61.

gleichen Apparate nur einen beschränkten Nutzen gewähren.“ denn wo man Durchschnitte von weichen Geweben verlange, seien sie ganz unbrauchbar und verdiene der Schnitt durch freie Hand bei weitem den Vorzug. Dippel¹⁾ meint, daß diese Instrumente sich mehr eignen für solche, die verkäufliche Präparate anfertigen, desgleichen für Lehrer an Real- und anderen Schulen, denen es noch an der nötigen Fertigkeit im Schneiden fehlt. In der zweiten Auflage des Dippel'schen Buches, 1882 erschienen²⁾, ist dieser Passus fortgelassen und wird die große Bedeutung der Mikrotome gebührend hervorgehoben.

Doch scheinen mir die damaligen Meinungen zweier so hervorragender Mikroskopiker von Interesse für die Einsicht in die um 1870 herrschenden Zustände. Das Mikroskopieren war noch so wenig eingebürgert, daß es Lehrer an Realschulen gab, denen die Handhabung des Rasiermessers fremd war, und, was uns hier besonders interessiert, man war geneigt, das Mikrotom mehr als eine Spielerei zu betrachten.

Es ist allbekannt, wie sich die Ansichten über diesen Gegenstand bald nachher, im Zusammenhang mit den Fixierungs- und Einbettungsmethoden änderten, und es wird in diesem Aufsätze denn auch der Mikrotomtechnik ein besonderer Abschnitt gewidmet werden.

Wenn auch früher, wie noch jetzt, die meisten botanischen Präparate durch Schneiden erhalten wurden, so waren damals auch schon andere Methoden in Gebrauch, welche ebenfalls noch, sei es teilweise in etwas anderer Form, benutzt werden.

Als solche erwähne ich hier erstens die Methode der Schliffpräparate, welche vor wie nach in der Botanik keine sehr ausgedehnte Anwendung fand. Harting³⁾ und Dippel⁴⁾ beschreiben dieselbe ausführlich. Später hat von Höhnel⁵⁾ eine Methode zur raschen Herstellung von Schliffpräparaten beschrieben, welche gekennzeichnet werden kann als eine Feil- und Schleifmethode, angewandt bei mit Kanadabalsam auf ein Objektglas geklebten Präparaten. Die Aufmerksamkeit sei hier auf dieselbe gelenkt.

Zweitens seien hier die Mazerationsmethoden genannt, welche früher vielfach geübt wurden und auch jetzt noch ein geradezu unentbehrliches Hilfsmittel der mikroskopischen Forschung bilden. Das Schultze'sche Gemisch von Salpetersäure und chloresäurem Kali war

¹⁾ Dippel, l. c. I, S. 259.

²⁾ Dippel, 2. Aufl, I, S. 670.

³⁾ Harting, l. c. II, S. 92.

⁴⁾ Dippel, l. c. I, S. 326.

⁵⁾ F. von Höhnel, Über eine Methode zur raschen Herstellung von brauchbaren Schliffpräparaten von harten organisierten Objecten. Ztschr. f. wiss. Mikr., I, 1884, S. 234.

1870 schon bekannt¹⁾ und wird noch immer allgemein benutzt. In den neueren Handbüchern der Mikrotechnik findet man aber verschiedene, später eingeführte Mazerationsverfahren verzeichnet, welche sich zum Teil auf eine genauere Kenntnis von der Rolle der Pektinstoffe bei der Zusammensetzung der Zellmembran stützen.

Objekt- und Deckgläser waren um 1870 oft schwierig in richtiger Ausführung zu erhalten. Man war oft gezwungen, dieselben selbst zu schneiden, weshalb auch Harting²⁾ dazu eine ausführliche Anleitung gibt und einen Glasschneideapparat abbildet. Solcher kleinen Sorgen sind die jetzigen Mikroskopiker ganz enthoben, und gewiß werden alle, welche, wie ich, die Zustände aus der Zeit um 1870 aus eigener Erfahrung kennen, gern zugeben, daß auch in Hinsicht auf Glasgegenstände für mikroskopische Zwecke eine außerordentlich große Umwälzung und Verbesserung stattgefunden hat.

§ 4. Die weitere Behandlung der mikroskopischen Präparate.

Die weitere Behandlung angefertigter Präparate war im allgemeinen um das Jahr 1870 und ist in äußerst zahlreichen Fällen auch noch heute, in der Botanik eine sehr einfache. Für manche anatomischen Untersuchungen sind die Präparate eigentlich ohne weiteres zur Beobachtung geeignet, und weil solche Präparate wohl immer in der Botanik eine Hauptrolle spielen werden, sei es mir erlaubt, zuerst über dieselben ein paar Worte zu sagen.

Schnitte zumal lebender oder getrockneter Pflanzenteile enthalten meistens in den Intercellularen, und auch sonst, viel Luft. Schon Schacht hatte zum Austreiben derselben Alkohol benutzt, aber erst Errera³⁾ hat gezeigt, auf welche Ursachen die günstige Wirkung dieses Verfahrens sich zurückführen läßt. Dippel⁴⁾ meint, unter Umständen könne man sich dadurch zu helfen suchen, daß man die Präparate einige Zeit in ausgekochtes Wasser legt, und Harting⁵⁾ bezeichnet dieses Verfahren richtiger als das niemals versagende Mittel. Man pflegt es auch jetzt in schwierigen Fällen anzuwenden. Auch die Benutzung der Luftpumpe zu diesem Zwecke findet man bei Dippel empfohlen, und es sei hier auf ein sehr bequemes, eigens zu diesem Zwecke angefertigtes Modell hingewiesen, das 1892 von Koch⁶⁾

¹⁾ Harting, l. c. II, S. 96; Dippel, l. c. I, S. 330.

²⁾ Harting, l. c. II, S. 66.

³⁾ L. Errera, Comment l'alcool chasse-t-il les bulles d'air. Bull. d. l. soc. Belge de Micr., XIII, 1886, S. 69.

⁴⁾ Dippel, l. c. I, S. 340.

⁵⁾ Harting, l. c. II, S. 100.

⁶⁾ A. Koch, Eine Luftpumpe für mikroskopische Präparate. Ztschr. f. wiss. Mikr., IX, 1892, S. 298.

eingeführt wurde, in jedem Laboratorium einen Platz verdient und beliebt sein wird.

Die Präparate wurden früher, wie noch jetzt, nach Entfernung der Luft, in Glyzerin untersucht, dem man um 1870 zur Aufhellung mit Vorliebe etwas Essigsäure hinzufügte.

Schnitte aus lebenden Geweben untersuchte man damals meistens im Wasser liegend, während man jetzt weiß und auch versteht, daß reines Wasser für viele lebende Zellen geradezu ein Gift ist, und daß man solche Präparate in schwachen Lösungen unschädlicher Substanzen untersuchen muß. Den Untersuchungen von de Vries¹⁾ über die Plasmolyse, auf welche unten noch zurückzukommen ist, verdanken wir diese Kenntnis; mit Hilfe derselben war es Treub²⁾ möglich, seine wichtigen Untersuchungen über Kern- und Zellteilung bei lebenden Zellen anzustellen und gelang es de Vries³⁾ selbst, das allgemeine Vorkommen von Protoplasmabewegungen in lebenden Zellen zu zeigen. Wo jetzt, und mit Recht, von vielen Seiten Bedenken gegen die allzuhäufige Benutzung fixierter Präparate sich geltend machen, und die Beobachtung lebender Zellen anfängt, sich wieder mehr in den Vordergrund zu drängen, da muß man dieses Verfahren, so einfach es auch sein mag, als eine wichtige Verbesserung begrüßen.

In manchen Fällen ist es notwendig, die zu undurchsichtigen Präparate aufzuhellen, und diesen Zweck erreichte man um 1870 meistens mit Kalilauge, welche auch jetzt noch vielfach angewandt wird. Als neu hinzugekommene aufhellende Mittel, welche in allen botanischen Laboratorien bei der Beobachtung gewöhnlicher Präparate, ohne Anwendung der neueren mikrotechnischen Methoden, eine bedeutende Rolle spielen, erwähne ich hier die Javelle'sche Lauge⁴⁾ und die sehr konzentrierte Chloralhydratlösung.

Als seit 1870 neu eingeführte Methode sei hier auch eines von Errera⁵⁾ 1884 beschriebenen Verfahrens gedacht für die Untersuchung von lebenden, niederen Pflanzen, welche Schleimhüllen oder Bewegungserscheinungen (Diatomeen, Zoosporen) zeigen, von hervorragender Bedeutung. Es besteht bekanntlich darin, daß man die zu untersuchenden Gebilde in Wasser bringt, welches durch darin zer-

¹⁾ Hugo de Vries, Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. Leipzig 1877.

²⁾ M. Treub, Quelques recherches sur le rôle du noyau dans la division des cellules végétales. Kon. Ak. Amsterd. 1878.

³⁾ Hugo de Vries, Über die Bedeutung der Cirkulation und der Rotation des Protoplasma für den Stofftransport in der Pflanze. Bot. Ztg., XLIII, 1885, Sp. 1.

⁴⁾ F. Noll, Eau de Javelle, ein Aufhellungs- und Lösungsmittel für Plasma. Bot. Centralbl., XXI, 1885, S. 377.

⁵⁾ L. Errera, Sur l'emploi de l'encre de Chine en microscopie. Bull. Soc. Belge d. Microsc., X, S. 478.

riebene chinesische Tinte eine schwarze Farbe erhalten hat. Verschiedene, sonst nicht oder nur schwerlich zu beobachtende Strukturen heben sich dann deutlich vom schwarzen Grunde ab.

Auch Wiesner's¹⁾ Zerstäubungs- oder Karbonisierungsmethode sei hier genannt. Sie bezweckt, die Zellmembran in feinste Bestandteile (Dermatosomen Wiesner's) zu zerlegen. Um das zu erreichen, werden bekanntlich die Objekte, nachdem sie während 24 Stunden der Einwirkung 1proz. Salzsäure ausgesetzt sind, abgetrocknet und auf 50 bis 60° C erwärmt. Die Membrane zerfallen dann, in Salzsäure oder Kalilauge liegend, nach leichtem Druck in ein überaus feines Pulver. Wenn auch die Folgerungen, zu welchen diese Methode Wiesner geführt hat, nicht unangefochten geblieben sind²⁾, so verdient jedenfalls die Methode als solche vielleicht mehr Beachtung, als die Botaniker derselben bis jetzt im allgemeinen geschenkt haben.

Von Fixierungsmethoden war zu der Zeit, welche ich als Ausgangspunkt wählte, noch nicht die Rede, man findet auch das Wort nicht.

Anders steht es mit der Färbung mikroskopischer Präparate. Als Hartig³⁾, wie oben schon besprochen, 1854 anfang, die Färbung als eine neue Untersuchungsmethode auszubilden, fand er vorläufig keine Nachfolger. Harting⁴⁾ erwähnt in seinem schon so oft citierten Werke die nachfolgenden Farbstoffe: die durch Gerlach eingeführte ammoniakalische Karminsolution und ein paar andere Karminlösungen, auch Indigokarmin und ferner einige Anilinfarbstoffe (Fuchsin, Anilinblau, Magentarot). Im Jahre 1865 war durch Böhmer auch das Hämatoxylin schon eingeführt. Harting bespricht die von ihm genannten Farbstoffe schon als Mittel, welche „wesentlich darauf abzielen, daß gewisse Teile eines Objektes, die vor anderen einen in Auflösung befindlichen Farbstoff gern aufnehmen, besser sichtbar werden“, aber behandelt übrigens den Gegenstand so, als hätte man nur an tierischen Objekten diese Methode erprobt. Auch Dippel⁵⁾ ist der Meinung, daß, soweit die vorliegenden Resultate ein Urteil gestatten, der Färbung eine kaum zu überschätzende Bedeutung zukommt.

¹⁾ J. Wiesner, Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut. Stzb. d. k. Ak. Wien, XCIII, 1. Abt., 1886.

²⁾ Man vergleiche z. B. G. Klebs, Einige kritische Bemerkungen zu der Arbeit von Wiesner, „Untersuchungen usw.“ Biol. Centralbl., VI, 1886, S. 449. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., I, S. 69.

³⁾ Th. Hartig, Bot. Ztg., XII, Sp. 553, Chlorogen; Sp. 574: Über die Funktionen des Zellkerns, und Sp. 877: Über das Verfahren bei Behandlung des Zellkerns mit Farbstoffen.

⁴⁾ Harting, l. c. II, S. 138.

⁵⁾ Dippel, l. c. I, S. 333.

Aber von einer Anwendung der Färbungsmethode, so wie sie seit 1870 sich entwickelt hat, war nicht die Rede und konnte auch nicht die Rede sein. Übrigens komme ich in einem besonderen Abschnitte auf diese Methode zurück.

Neben der Färbung wurde im Jahre 1870 auch die Imprägnation mit Silber für tierische Gewebe schon benutzt.¹⁾ Diese Methode wurde später auch in die Botanik eingeführt, und zwar durch Correns²⁾, der sie mit Erfolg auf das Studium der inneren Struktur der vegetabilischen Zellmembran anwandte. Lagerheim³⁾ und später Fischer⁴⁾ untersuchten mit Hilfe desselben Verfahrens auch den Bau der Stärkekörner. Von Tompa⁵⁾ erzielte Goldimprägnation verschiedener Pflanzengewebe nach vorhergegangener Behandlung der Schnitte mit verdünnter Zinnchlorürlösung. Aber man kann nicht sagen, daß diese Methoden in der Botanik sich bis jetzt einer so allgemeinen Anwendung erfreuen, wie in der tierischen Histologie.

Ungleich weiter war im Jahre 1870 die Entwicklung der Mikrochemie vorgeschritten. Wenn sich auch in diesem Zweige der Wissenschaft seitdem manches geändert hat, und man sogar in gewissem Sinne von prinzipiell wichtigen Neuerungen reden kann, so wird es doch den Vorzug verdienen, diesen Gegenstand hier, und nicht in einem besonderen Abschnitte, zu behandeln. Man kann gewiß mit Behrens⁶⁾ als einen der ersten, welche mikrochemische Untersuchungen im weiteren Sinne des Wortes unternahmen, Harting nennen, der auch schon seine Überzeugung aussprach, daß „die Benutzung des Mikroskops in der Chemie ohne Zweifel mit der Zeit immer mehr sich steigern würde“. ⁷⁾ Harting⁸⁾ spaltete als Mikrochemie von der gewöhnlichen oder Makrochemie den Komplex aller Fälle ab, in denen „das bewaffnete Auge erforderlich ist, um die Objekte oder die eintretenden Veränderungen zu erkennen“.

Diese allgemeine Mikrochemie hat sich nun, auf dem von Harting zuerst und schon vor so vielen Jahren angebahnten Wege,

¹⁾ Harting, l. c. II, S. 141; Dippel, l. c. I, S. 335.

²⁾ C. Correns, Zur Kenntniss der inneren Structur der vegetabilischen Zellmembranen. Pringsh. Jahrb., XXIII, 1892, S. 254.

³⁾ G. Lagerheim, Technische Mitteilungen. Ztschr. f. wiss. Mikr., XIV, 1897, S. 350.

⁴⁾ H. Fischer, Über Stärke und Inulin. Beih. z. Bot. Centralbl., XIX, 1902, S. 226.

⁵⁾ A. von Tompa, Zwei botanische Tinktionsmethoden. Ztschr. f. wiss. Mikr., XX, 1903, S. 24.

⁶⁾ H. Behrens, Anleitung zur mikrochemischen Analyse, 1895, S. 1.

⁷⁾ Harting, l. c., S. 157.

⁸⁾ Harting, l. c. II, S. 156.

in späterer Zeit, zumal durch die Arbeiten von H. Behrens¹⁾, zu einem selbständigen Zweige der chemischen Wissenschaft entwickelt. Die von Behrens befolgten Methoden haben aber bis jetzt nur einen relativ geringen Einfluß auf die botanische Mikrotechnik ausgeübt, und jüngeren Botanikern sei das Studium der oben citierten Behrens'schen Werke aufs angelegentlichste empfohlen.

Man muß aber nicht vergessen, daß die Mikrochemie in den Händen des Botanikers von alters her in vielen Fällen auch eigenen, weniger allgemeinen Zielen nachstrebt, bei denen es keineswegs in erster Linie darauf ankommt, bestimmte chemische Verbindungen als solche zu identifizieren, sondern wo es vielmehr darum geht, zu prüfen, ob gewisse Körper, deren öftere Anwesenheit in den untersuchten Pflanzen durch makrochemische Analyse festgestellt ist, in bestimmten Fällen vorhanden sind oder fehlen. So kann bei botanischen Untersuchungen oft ein einziger Schnitt genügen, um festzustellen, was sonst nur auf sehr umständlichem Wege, z. B. durch Auspressung eines Pflanzenteils und darauf folgende Analyse zu erreichen wäre. Zumal aber benutzt der Botaniker die mikrochemischen Methoden, um sich über die Lokalisierung bestimmter Stoffe in den Geweben oder selbst in den einzelnen Zellen zu orientieren. Das ist nun eigentlich die botanische Mikrochemie oder die Mikrochemie im engeren Sinne²⁾, der wir den größten Teil unserer Kenntnisse über die chemische Zusammensetzung der Gewebe und der Zellen als solche verdanken.

Selbstverständlich findet die chemische Untersuchung in allen diesen Fällen unter relativ schwierigen Umständen statt. Fast stets sind viele verschiedene Substanzen zu gleicher Zeit vorhanden, und das kann natürlich die Reaktionen beeinträchtigen, unsicher, unter Umständen selbst ganz unmöglich machen.

Einerseits will das sagen, daß die botanische Mikrochemie der fortwährenden Unterstützung und Kontrolle makrochemischer Untersuchungen bedarf. Aber andererseits wird, wenn man einmal die Anwesenheit bestimmter Substanzen makrochemisch konstatiert hat, der Wert auch solcher mikrochemischen Reagentien erhöht, welche für sich betrachtet, vielleicht keinen sicheren Aufschluß über die Identität solcher Substanzen geben könnten, und also als nicht zuverlässig betrachtet werden müßten. Aber im gegebenen Falle können solche Reagentien sehr gut imstande sein, die Lokalisierung einer Substanz in den Geweben oder Zellen aufs schönste zu zeigen.

¹⁾ H. Behrens, Anleitung zur mikrochemischen Analyse, 1895. Derselbe, Anleitung zur mikrochemischen Analyse der wichtigsten organischen Verbindungen, 1895.

²⁾ Man vergleiche hierüber auch: W. Spaltholz, Mikroskopie und Mikrochemie. Leipzig 1904, S. 30.

So ist es möglich und begreiflich, daß zum Beispiel die Anwendung von Farbstoffen zur Auffindung von Fetten in der Mikrochemie sehr wertvoll ist, und daß Gerbstoffreagentien wie essigsäures Kupfer in Verbindung mit Eisen, oder sogar Kaliumbichromat immer ihren Wert behalten werden, wenn es auch wahr sein mag, daß sie, für sich betrachtet, keineswegs imstande sind, die An- oder Abwesenheit von Gerbstoffen über allen Zweifel zu erheben, und wenn man selbst gern zugeben mag, daß bezüglich des Gerbstoffbegriffes in der botanischen Literatur eine große Verwirrung herrscht.¹⁾

Aber nur zu oft legen die hier entwickelten Erwägungen kein Gewicht in die Schale, und werden solche Methoden für die Mikrochemie im engeren Sinne verworfen, nur weil sie keinen Wert für die allgemeine Mikrochemie haben. Es geht hier oft so, wie wir es auch noch weiter in der Mikrotechnik finden werden. Statt vom Anfang an bei der Benutzung aller Methoden kritisch zu verfahren, sich von vornherein genau vorzustellen, was eine Methode leisten kann und was nicht, und sie dann nur in geeigneten Fällen anzuwenden, findet man auf der einen Seite oft ein kritikloses, geradezu kindliches Vertrauen in die Leistungsfähigkeit gewisser Methoden und dann auf der anderen Seite eine Kritik ohne Umsicht, welche das Kind mit dem Bade ausschüttet.

Diese botanische Mikrochemie oder Mikrochemie im engeren Sinne war es nun, welche man um 1870 fast ausschließlich in der Botanik ausübte, denn weiterreichende mikrochemische Untersuchungen, so wie Harting sie anstellte, standen ganz vereinzelt da und fanden keine Anwendung.

Die Zahl der damals üblichen mikrochemischen Reagentien war zwar nicht sehr groß, aber man kannte doch schon die bedeutendsten derselben, welche wir auch jetzt noch benutzen. So findet man bei Harting²⁾ als Eiweißreagentien die von G. J. Mulder herrührende Xanthoproteinreaktion, das Millon'sche Reagens und die Raspail'sche Reaktion mit Zucker und Schwefelsäure, bei Dippel³⁾ noch dazu die von Sachs eingeführte Reaktion mit Kupfersulfat und Kalilauge. Jod als Reagens auf Stärke war schon lange eingebürgert, ebenso Jod und Schwefelsäure, Chlorzinkjodlösung und Kupferoxydammoniak als Cellulosereagentien, die Trommer'sche Reaktion zum Nachweis von Traubenzucker, und Eisensalze zum Nachweis der Gerbstoffe, bei Dippel findet man auch Sanio's Gerbstoffreaktion mit doppeltchromsaurem Kali erwähnt. Und so wäre in botanischer Hinsicht das Wichtigste aufgezählt.

¹⁾ B. Lidforss, Über die Wirkungssphäre der Glukose- und Gerbstoffreagentien. Ref. Ztschr. f. wiss. Mikr., XI, 1894, S. 270.

²⁾ Harting, l. c. II, S. 193.

³⁾ Dippel, l. c. I, S. 368.

Seitdem hat man viele und vielerlei andere mikrochemische Methoden angewandt, aber die oben besprochenen werden noch immer vielfach benutzt.

Selbstverständlich kann es nicht meine Aufgabe sein, hier eine Einzeldarstellung der neueren mikrochemischen Methoden zu geben. Zumal Zimmermann's¹⁾ schon oben citiertes Buch über die botanische Mikrotechnik sei dem Leser zu diesem Zweck empfohlen, sowie Czapek's Biochemie der Pflanzen (1905).

Wenn ich hier einige der bekanntesten mikrochemischen Methoden erwähne, welche seit 1870 eingeführt sind, und entweder sich so eingebürgert haben, daß sie bei der täglichen Arbeit in den meisten Laboratorien regelmäßig benutzt werden, oder auch von hervorragender prinzipieller Bedeutung sind, so findet das nur statt, um die Vorstellung der sehr großen Fortschritte auf diesem Gebiet deutlich hervortreten zu lassen. So erwähne ich hier: Engelmann's Bakterienmethode zum Nachweis des Sauerstoffs, welche, in Verbindung mit den oben schon besprochenen Mikrospektralapparaten, so überaus wichtige und fundamentelle Tatsachen zutage gefördert hat; Kohl's mikroskopische, volumetrische Blasen Zählmethode, welche demselben Zwecke dienlich ist; von Höhnel's Cerinsäurereaktion für verkorkte Membranen; die Franchimont-Unverdorben'sche Harzreaktion mittels Kupferacetat und meine Reaktion auf Gerbstoffe mittels Kupferacetat und Eisensalze; Treub's Blausäurereaktion, welche diesen Verfasser zu umfangreichen physiologischen Arbeiten veranlaßt hat; die Phloroglucin- und Salzsäurereaktion Wiesner's, von der man nach Grafe's Ausführungen wohl definitiv annehmen darf, daß sie Vanillin nachweist, welche aber für die morphologische Unterscheidung verholzter Gewebe täglich angewandt wird; Errera's Glycogenreaktion und die verschiedenen Alkaloidreaktionen desselben Verfassers und seiner Schüler; die Einführung der Sublimationsmethode für den Nachweis von Cumarin und Thein durch Nestler; die verschiedenen Fettreagentien: Farbstoffe, sowie die Verseifungsmethode von Molisch; desselben Diphenylamin-Schwefelsäureprobe zum Nachweis von Nitraten; die verschiedenen Methoden zum Nachweis des Carotins; die von Zacharias vielfach angewandte Methode der Einwirkung künstlichen Magensaftes zur Unterscheidung von Eiweißverbindungen: van Wisselingh's Chitinreaktion, auf welche unten noch zurück-

¹⁾ Man muß sich darüber wundern und kann es kaum billigen, daß, wo so viele Bücher zweiten Ranges mehrere Auflagen erleben, ein so ausgezeichnetes Werk, wie das hier citierte, nicht, wie es verdient, in den Händen aller Botaniker ist. In 15 Jahren hat es es nicht zu einer zweiten Auflage bringen können. Es erschien aber in der Ztschr. f. wiss. Mikr., XXII, 1905, S. 194 ein sehr lesenswertes Sammelreferat von O. Richter, Die Fortschritte der botanischen Mikrochemie seit Zimmermann's „Botanischer Mikrotechnik“.

zukommen ist; die Einführung eines so wertvollen Reagens wie Jodchloralhydrat durch Arthur Meyer, welches es möglich macht, selbst die winzigsten Stärkemengen in den Zellen, ohne jede umständliche Manipulation nachzuweisen, indem es die Jodreaktion mit der aufhellenden Wirkung des Chloralhydrats verbindet, ohne daß die Stärkekörner auch nur im geringsten die quellende Wirkung des Chloralhydrats empfinden; Gilson's überaus wichtige Methode der Kristallisation der Cellulose; die mikrochemischen Methoden Mangin's und Devaux's, welche unsere Kenntniss der Pektinstoffe so sehr gefördert haben: Verschaffelt's Indolreaktionen und die Reaktion desselben Verfassers, welche es ermöglicht, in Meeresalgen Jod nachzuweisen.

Das ist so eine Auswahl aus der großen Zahl der seit 1870 eingeführten mikrochemischen Methoden, und sie wird ohne Zweifel beim Leser die Vorstellung wachrufen, daß in den letzten vierzig Jahren die Entwicklung der Mikrochemie eine sehr bedeutende gewesen ist, und zwar in diesem Sinne, daß man im allgemeinen nach den von den älteren Mikroskopikern gegebenen Grundsätzen, in jede Richtung das System erweitert und ausgebaut hat.

Selbst kann man sagen, daß in letzter Zeit die Aussicht sich eröffnet hat, daß es gelingen werde, auch die quantitative Analyse in die Mikrochemie einzuführen, nach der von Richter¹⁾ vorgeschlagenen Methode. Man bestimmt dabei vorher die Empfindlichkeitsgrenzen mehr oder weniger empfindlicher Reagentien, und stellt dann fest, mit welchem Reagens eben noch eine und mit welchem keine Reaktion mehr eintritt. Allerdings wird diese Methode wahrscheinlich nur einer beschränkten Anwendung fähig sein, aber der Gedanke ist doch gewiß der Erwähnung wert.

Verschiedene Hilfsapparate für die weitere Behandlung der Präparate findet man schon bei Harting und Dippel beschrieben: feuchte Kammern, heizbare Objektische und elektrische Objektträger, wenn auch nicht alle in so vollendeten und verschiedenen Formen, wie wir sie jetzt kennen.

Der feuchten Kammern bestehen sehr viele, aber nur über zwei derselben möchte ich einiges sagen. Erstens über die von Strasburger angegebene, welche ihrer Einfachheit wegen so allgemeine Anwendung findet. Sie besteht bekanntlich nur aus einem Stückchen feuchter Pappe, das dem Objektträger aufliegt und in der Mitte einen Ausschnitt hat, über dem das Deckglas mit hängendem Tropfen sich befindet. Zweitens sei hier auf die feuchte Kammer Beyerinck's²⁾ die Aufmerksamkeit gelenkt, welche zumal für die

¹⁾ O. Richter, l. c., S. 398.

²⁾ M. W. Beyerinck und A. van Delden, Über die Assimilation des freien

Züchtung von Mikroorganismen bestimmt ist, und zwar weil sie nach einem etwas abweichenden und richtigen Prinzip eingerichtet ist. Sie besteht aus einer flachen Glasdose mit lose aufliegender Deckglasplatte. Die Objekte befinden sich in einem Tropfen Flüssigkeit an der Unterseite der Deckplatte und der Tropfen ist bedeckt von einem hängenden Deckgläschen. An der einen Seite dieses Deckgläschens wird zwischen demselben und der Deckplatte ein entsprechend gebogenes, dünneres oder dickeres Platindrähtchen geschoben, und auf diese Weise kann man der Flüssigkeitsschicht eine keilförmige Gestalt geben oder auch den Zutritt der Luft fördern. Auf dem Boden der Glasdose befindet sich nun dieselbe Flüssigkeit, in welcher die Objekte verweilen, so daß weder ein Austrocknen noch ein Überfließen der Beobachtungsflüssigkeit stattfindet. Wird die so vorbereitete feuchte Kammer nun wieder in eine größere Glasdose mit Wasserschicht gestellt, so kann sie während unbegrenzter Zeit als Kulturkammer dienen.

Heizbare Objektische hat man in den verschiedensten Formen konstruiert, welche es nicht nötig ist hier alle zu beschreiben. Hier sei nur auf die größeren von Pfeffer¹⁾ und Behrens²⁾ konstruierten Apparate hingewiesen.

Statt heizbarer Objektische werden auch vielfach Heizschränke angewandt, welche fast das ganze Mikroskop umgeben. Ein solcher Wärmekasten wurde von Sachs³⁾ in die Botanik eingeführt.

Man benutzt jetzt meistens in der von Pfeiffer⁴⁾ angegebenen Form.

Ein Gefrierschrank wurde von Molisch⁵⁾ konstruiert, welcher es ermöglicht, bei einer Kälte bis zu -10°C Präparate unter dem Mikroskop zu beobachten.

Schließlich sei hier noch eines Apparates gedacht, der von S. L. Schouten erfunden wurde und zum Isolieren einzelner Mikroben oder Zellen unter dem Mikroskop dient.⁶⁾ Dieser sehr sinnreiche Apparat, der allerdings nicht ohne bedeutende Übung zu handhaben ist, erlaubt es mit Hilfe äußerst feiner Glasösen selbst ausgewählte Bakterien einzeln in einen Tropfen Flüssigkeit überzuführen. Dieser Apparat

Stickstoffs durch Bakterien. Centralbl. f. Bakteriöl., II. Abt., IX, 1902, S. 18; auch Arch. Néerl., T. 8, Sér. 2, 1903, S. 339.

¹⁾ W. Pfeffer, Ein neuer heizbarer Objektisch nebst Bemerkungen über einige Heizeinrichtungen. Ztschr. f. wiss. Mikr., VII, 1890, S. 433.

²⁾ W. Behrens, Ein neuer mikroskopischer Heitzisch mit Selbstregulierung für konstante Temperaturen. Ztschr. f. wiss. Mikr., XII, 1895, S. 1.

³⁾ J. Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 1882, S. 743.

⁴⁾ L. Pfeiffer, Protozoen als Krankheitserreger, 2. Aufl., 1891.

⁵⁾ H. Molisch, Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen, 1897.

⁶⁾ S. L. Schouten, Reinkulturen aus einer unter dem Mikroskop isolierten Zelle. Ztschr. f. wiss. Mikr., XXII, 1905, S. 10.

ist ohne Zweifel für viele Zwecke nicht nur in der Mikrobiologie, sondern auch in der Botanik im allgemeineren Sinne anwendbar.

Der Aufbewahrung mikroskopischer Präparate wurde um 1870 vielleicht mehr Wert beigemessen als jetzt, wo wir aus Erfahrung wissen, daß meistens solche Präparate eine ziemlich begrenzte Lebensdauer besitzen. Bei Harting und Dippel findet man denn auch ausführliche Anweisungen über diesen Gegenstand. Hier muß es genügen darauf hinzuweisen, daß sich seitdem in der Botanik die 1880 von Kaiser¹⁾ eingeführte Glyceringelatine als Einschlußmasse für botanische Präparate bestens bewährt hat, so daß sie jetzt wohl in allen Laboratorien als unentbehrlich gilt.

Kapitel II.

Einige wichtige spezielle Methoden der modernen Mikrotechnik.

A. Die der Technik auf dem Gebiete der tierischen Histologie entlehnten Methoden.

Einleitung.

Die Leser dieser Zeitschrift werden gewiß aus der interessanten Studie Strasburger's über die Ontogenie der Zelle seit 1875 die Überzeugung gewonnen haben, daß die Technik der Fixierung und Färbung auf dem Gebiete der tierischen Histologie sich eines Vorsprungs erfreute; und eigentlich ist das auch jetzt noch mehr oder weniger der Fall. Auch bei der den beiden genannten Verfahren sich anschließenden Mikrotomtechnik findet man dasselbe Verhältnis zwischen tierischer Histologie und Botanik. Die Verdienste Flemming's in diesen Richtungen fanden schon in Strasburger's Arbeit gebührende Anerkennung und ich kann nur seine an verschiedenen Stellen geäußerte Meinung unterschreiben. Flemming war der Großmeister dieser Technik und hat dieselbe so gründlich ausgearbeitet, daß sie in allen Hauptsachen ihm ihre feste Begründung verdankt. Es blieb denn auch den Botanikern nichts übrig, als sich die auf tierischem Gebiete so viel leistenden Untersuchungsmethoden anzueignen, und das war eine verhältnismäßig leichte Auf-

¹⁾ E. Kaiser, Verfahren zur Herstellung einer tadellosen Glyceringelatine. Bot. Centralbl., I, 1880 S. 25.

gabe, weil die hauptsächlichsten Methoden sich im großen und ganzen ebensogut für pflanzliche wie für tierische Gewebe und Organismen eignen.¹⁾ Die Versuche in dieser Richtung fielen gut aus, so daß jetzt diese Methoden unter Botanikern Gemeingut geworden sind, wenn sie auch, den Eigentümlichkeiten des pflanzlichen Materials zufolge, der Anwendung mehrerer anderen, speziell botanischen Methoden sehr gut Raum lassen.

Noch jetzt muß man dem Botaniker, der sich über diese Methoden belehren will, raten, sich den Handbüchern, welche über die Technik der tierischen Histologie handeln, zuzuwenden und in dieser Hinsicht sei das Studium von Bolles Lee's ausgezeichnetem Werke jedem Botaniker aufs angelegentlichste empfohlen.²⁾

§ 5. Die Fixierungsmethoden.

Im Jahre 1870 war, wie ich oben schon sagte, das Wort Fixierung in dem jetzt gebräuchlichen Sinne nicht bekannt, wie auch zu dieser Zeit das Studium der protoplasmatischen Gebilde erst in seinen Anfangsstadien war. Seither hat es sich allgemein eingebürgert. Unter Fixieren versteht man ein rasches Töten des Protoplasmas, so daß es nicht Zeit hat durch Kontraktionen oder auf andere Weise seine Gestalt zu ändern.³⁾

Natürlich muß das Fixierungsmittel, soll es in der Praxis brauchbar sein, außerhalb des Vermögens der raschen Abtötung noch einige andere Eigenschaften besitzen. So muß es dem toten Protoplasma-leib eine gewisse Festigkeit geben, denselben gewissermaßen härten

¹⁾ Man vergleiche z. B. W. von Wasielewski, Über Fixierungsflüssigkeiten in der botanischen Mikrotechnik. Ztschr. f. wiss. Mikr., XVI, 1899, S. 306.

²⁾ A. Bolles Lee, The Microtome's Vade-Mecum. A Handbook of the Methods of Microscopic Anatomy, 6. Ed., London 1905. Das Buch ist auch in umgearbeiteter deutscher Ausgabe erschienen: A. B. Lee und Paul Mayer, Grundzüge der mikroskopischen Technik für Zoologen und Anatomen, 3. Aufl., 1907.

³⁾ von Tellyesniczky sagt in Enzyklopädie der mikroskopischen Technik, Berlin, Wien, 1903, über die Bedeutung des Wortes Fixierung u. a. das Nachfolgende: „Vom histologischen Usus wird aber der Begriff „Fixieren“ eigentlich nicht bestimmt, zumeist bloß umschrieben, beziehungsweise dessen Zweck angegeben. Endzweck ist die rasche Abtötung der lebenden Zellen, dergestalt, daß sie in womöglichst unverändertem Zustande erhalten bleiben. Der in dieser Umschreibung ausgedrückte Zweck, mit dem als solchem ohnehin kein Begriff bestimmt werden kann, bildet an und für sich einen im höchsten Maße unbestimmten Faktor. Der vollständige Mangel einer annehmbaren Definition charakterisiert das illusorische Wesen des unbemerkt emporgetauchten Begriffes der Fixierung. Von den ihm anhaftenden Illusionen befreit, enthält er in Wirklichkeit nichts anderes, als den einfacheren Begriff der Alten, die Härtung. Die Begriffe der Härtung und Fixierung künstlich auseinander zu halten, ist in der Tat nicht statthaft.“ Ich glaube nicht, daß der Wert des im Texte Gesagten durch diese Ausführung herabgesetzt wird.

oder gerben, so daß es instande ist auch weitere Manipulationen zu vertragen, ohne seine Form erheblich zu ändern. Die weitere Behandlung kann nun mehr oder weniger eingreifend sein, und je nachdem dies der Fall ist, wird die härtende Wirkung des Fixierungsmittels einen größeren oder geringeren Wert haben.

Selbstverständlich ist es ferner, zumal bei der Fixierung von Geweben, von großer Bedeutung, daß das benutzte Reagens schnell eindringe. Ob das der Fall sein wird, hängt natürlich in erster Linie von der Beschaffenheit des angewandten Fixierungsmittels ab. Es kann aber bei nicht allzu flüchtigen Fixierungsmitteln, zumal für pflanzliche Gewebe, das Eindringen der Flüssigkeit in die Gewebe sehr gefördert werden durch Entfernung der Luft aus den Inter-cellularen unter der Luftpumpe, während das Objekt in dem Fixierungsmittel liegt.

Endlich muß ein gutes Fixierungsmittel die verschiedenen Teile protoplasmatischer Gebilde so beeinflussen, daß sie sich bei der Untersuchung unter dem Mikroskop als solche hervorheben: es muß eine gute Differenzierung des Protoplasmaleibes hervorrufen. Und auch ist es in den meisten Fällen wichtig, daß die Fixierung eine nachherige Einbettung und Färbung nicht zu schwierig oder unmöglich mache, und die Schnittfähigkeit der Objekte nicht beeinträchtige.

Es kann nicht wundern, daß verschiedene Organismen, Gewebe und protoplasmatische Gebilde von verschiedenen Fixierungsmitteln nicht in gleicher Weise affiziert werden, und daß vielleicht kein einziges dieser Mittel allen oben gestellten Anforderungen in gleichem Maße genügt. Es geht hieraus hervor, daß die Zahl der, je nach den Objekten, bewährten Fixierungsmittel eine sehr große ist, und es ist fast selbstverständlich, daß gerade die allerbesten und meist gebräuchlichen Mittel aus Mischungen verschiedener Substanzen bestehen, deren vereinigte Wirkung höheren Anforderungen genügt.

Jetzt will ich zuerst die Frage beantworten, welchen Wert man im allgemeinen der Fixierung zuschreiben darf, ob diese Methode wirklich als ein Fortschritt betrachtet werden kann.

Die Antwort auf diese Frage lautet bei verschiedenen Forschern sehr verschieden, und es wird vielleicht gut sein hier als Vertreter einander entgegengesetzter Meinungen zwei Untersucher einander gegenüberzustellen, welche sich beide um die Ausarbeitung der Mikrotechnik sehr verdient gemacht haben, ich meine Altmann und A. Fischer.

Der erstere ¹⁾ zeigt uns den festen Glauben an die Wirksamkeit der Fixierung. Er hatte es in der Technik so weit gebracht wie

¹⁾ R. Altmann, Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen, 2. Aufl., Leipzig 1894.

wenige, und in dieser Richtung wird seine Arbeit in jeder Hinsicht immer als musterhaft gelten. Aber zugleich liefert sie den Beweis, wie wenig man am Ende erreicht, wenn man der benutzten Arbeitsmethode kritiklos gegenübersteht. Er geht aus von der gewiß sehr wahrscheinlichen Meinung, daß das lebende Protoplasma aus Einheiten niedrigeren Ranges aufgebaut sei. Die Beobachtung von Pigmentzellen stärkt ihn in der vorausgefaßten Meinung, daß diese Einheiten im allgemeinen die Gestalt feiner Körner besitzen werden. Und nun geht er daran, ein Fixierungsmittel zu suchen, welches, in Verbindung mit einer bestimmten Färbungsmethode, im Protoplasma der verschiedensten tierischen Gewebe feine Körner oder Granula sichtbar macht. Es gelingt ihm dies und für verschiedene pflanzlichen Objekte habe ich die Resultate Altmann's vollkommen bestätigen können; nicht nur im Protoplasma, sondern auch im Inhalt der Vakuolen gelang es mir mit Altmann's Methode Granula aufzufinden.¹⁾

Wenn es möglich wäre mit Hilfe von Fixierungsmitteln den granularen Aufbau des Protoplasmas über allen Zweifel zu erheben, so hätte die monumentale Arbeit Altmann's das sicher geleistet. Allgemein bekannt ist es aber, daß die Kritik, welche Altmann selbst, bevor er seine Untersuchungen anfang, hätte anwenden sollen, sich später deutlich hat hören lassen, und wie wenig es bis jetzt gelungen ist die tatsächliche, feinere Struktur des Cytoplasmas kennen zu lernen.²⁾

Den Fehler Altmann's findet man nun auch weiter in der Literatur oft mehr oder weniger deutlich zurück; nur zu oft wird ohne weiteres angenommen, daß eine an fixierten Präparaten beobachtete Struktur auch im Leben da sei. So wird zum Beispiel die granulare Struktur der Chromosomen, welche man gelegentlich beobachtet, oft anstandslos als sichergestellte Tatsache allgemeinsten Vorkommens angesehen, und zur Begründung weittragender theoretischer Schlüsse verwendet.

Nun ist es aber eine andere Frage, ob nicht einem Mangel an Kritik bei einigen Forschern ein Zuviel bei anderen gegenübersteht, als deren hervorragendster Vertreter man Fischer betrachten muß.

In seinem bekannten Buche³⁾, das gewiß unsere Kenntnis der

¹⁾ J. W. Moll, De granula van Altmann. Handelingen van het 5^e Nederl. Natuur- en Geneesk.-Congres te Amsterdam, 1895, S. 332.

²⁾ Man vergleiche z. B. E. Strasburger. Diese Zeitschrift, I, S. 57.

³⁾ A. Fischer, Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Kritische Untersuchungen über Technik und Theorie in der neueren Zellforschung, 1899. Es sei mir gestattet, hier darauf hinzuweisen, daß die Methode Fischer's künstliche Strahlungen in Hollundermark hervorzurufen, nicht ohne Bedenken ist. Selbst macht er (S. 207) schon darauf aufmerksam, daß in jeder Markzelle ein Rest des Zellkerns,

Eigenschaften vieler Fixierungsmittel in dankenswertester Weise bereichert hat, kommt er nach vielen Versuchen auf S. 71 zu dem bekannten Schlusse: „Die neuere Zellforschung, besonders die Mitosenlehre, ist, genau betrachtet, nichts anderes, als die Untersuchung ausgewählter Fällungsbilder nach Fixierung mit Flemming'scher oder Hermann'scher Lösung, ergänzt durch einige andere Mittel, deren Erfolge aber auch nach den Bildern der genannten Gemische zurechtgestutzt werden. Unter dieser Einschränkung hat allerdings die Zellforschung viel geleistet, aber dem natürlichen Verlaufe der Dinge ist sie damit nicht näher gekommen als in einer älteren Periode, wo man die Alkoholbilder studierte. Es ist nur ein neues Fixierungsbild an die Stelle des veralteten getreten. Sachgemäß hätte die Beschreibung der Kernteilungsvorgänge immer zuerst zu betonen, daß das Abbild beschrieben werden soll, das die betreffende Fixierung von der Natur uns hinterläßt.“

Es geht aus diesem Satze zweifellos hervor, daß der Verfasser den Wert der modernen Fixierungsmittel nicht hoch anschlägt und ihre Erfindung keineswegs als einen wirklichen Fortschritt der Mikrotechnik betrachtet, und so ist er auch von mehreren Seiten aufgefaßt worden.

v. Wasielewski¹⁾ sagt z. B.: „Wie viel von dieser Auslassung, die im Grunde unsere gesamte Mikrotechnik bedroht, übertrieben ist, werden weitere Untersuchungen zu ergründen haben“, und Richter²⁾: „Ist nun zwar mit diesem vernichtenden Urteile über die Bestrebungen der Mikrotechniker etwas über das Ziel hinausgeschossen, so kann man es dennoch begreifen, wenn man in Fischer's Buche nach dessen logischen Prämissen Umschau hält.“

Meines Erachtens braucht es nicht weiterer Untersuchungen um zu zeigen, daß Fischer's Urteil unrichtig ist, und geht es auch keineswegs aus logischen Prämissen hervor. Die Untersuchungen Altmann's und Fischer's lehren freilich, daß es entweder ohne oder mit Kritik, unmöglich ist die feinere Struktur des Protoplasmas und der Chromosomen aus fixierten Präparaten endgültig kennen zu lernen, und das zu wissen darf jedenfalls als ein Gewinn betrachtet werden. In dieser Hinsicht kann ich mich vollkommen bei Spalteholz³⁾ anschließen, wo er sagt: „v. Wasielewski schließt seine Arbeit

eine Kernruine vorhanden ist, welche unentbehrlich für die Strahlenbildung ist. Ich möchte hinzufügen, daß nach meiner Erfahrung auch vom Kerne ausgehende Stränge, Ruinen der Protoplasmastränge, welche in der lebenden Zelle vorkommen, in manchen Zellen sehr häufig sind. Ich meine also, daß Hollundermark, für Versuche über künstliche Strahlungen, auch nach den näheren Ausführungen des Verfassers, als ein ungeeignetes Material betrachtet werden muß.

¹⁾ v. Wasielewski, I. c., S. 306.

²⁾ Richter, I. c., S. 248.

³⁾ Spalteholz, I. c., S. 24.

mit dem resignierten Satz: Als feststehend kann betrachtet werden, daß über die feinere Struktur des lebenden Protoplasmas im allgemeinen erst nach neuen von der Zukunft zu erhoffenden Untersuchungen ein definitives Urteil zu fällen sein wird. Ich möchte dabei hinzufügen, daß es wahrscheinlich auch ganz neue Methoden der Untersuchung sein müssen, welche uns diesem Ziele näher führen können; es ist fraglich, ob die bisher angewandten Methoden noch prinzipiell Neues zutage fördern können.“

Aber mit unserer Kenntnis der feineren Protoplasmastruktur steht oder fällt der Wert der Fixierungsmethoden keineswegs. Man bedenke doch, daß es ebensowenig statthaft ist Folgerungen abzuleiten aus Tatsachen, welche mit einer kritiklos angewandten Methode gewonnen sind, wie eine Methode zu verdammen, weil sie nicht leistet was einige irrtümlicherweise gemeint haben, daß sie leisten sollte. Bei der Beurteilung jeder Methode frage man allererst, welche positive Resultate sie, bei Berücksichtigung aller Fehlerquellen, zu geben imstande war. Und wenn wir der modernen Fixierungstechnik diesen Maßstab anlegen, so kann unser Urteil nicht zweifelhaft sein. Soviel ist sicher, daß Flemming, mit Umsicht und unter fortwährender Selbstkritik arbeitend, mit Hilfe von fixierenden Reagentien unsere Kenntnis der Karyokinese begründet hat. Und ebenso hat Schimper bei seinen berühmten Untersuchungen über die Plastiden viele derselben erst durch Fixierungsmittel zu Gesicht bekommen. Und wie viele andere Untersuchungen über den größeren Bau der Protoplasten sind nicht durch diese Methode möglich oder auch sehr erleichtert worden.

Wo solche Resultate vorliegen, kann man, wie ich glaube, ruhig behaupten, daß wir durch diese Methode dem natürlichen Verlaufe der Dinge viel näher gekommen sind als in der Periode, in der man nur Alkoholbilder studierte, daß die neuere Zellforschung, und besonders die Mitosenlehre, der Untersuchung von Fällungsbildern nach Fixierung, ergänzt durch andere Mittel, z. B. die Vergleichung lebender Objekte ¹⁾, außerordentlich viel verdankt, wenn man es auch nicht für nötig hält immer bei der Beschreibung fixierter Präparate zuerst zu betonen, daß man nur ein Abbild der Natur, durch Fixierung hervorgerufen, beschreibt, weil das eben selbstverständlich ist, und man dieser Tatsache bei der Beurteilung der Präparate also Rechnung trägt, auch wenn man sie nicht erwähnt.

Ich komme also zum Schlusse, daß die Darstellung der Fixierungsmethoden, wie wir sie jetzt kennen, eine große Leistung Flemming's war, und daß man die Einführung derselben als einen sehr bedeutenden Fortschritt auf mikrotechnischem Gebiete begrüßen muß.

¹⁾ Das wird allerdings von Fischer, wenn auch ungern, zugegeben, als er S. 69 sagt: „Ich habe in den Staubfadenhaaren von *Tradescantia* ebenfalls die Chromosomen wohl unterscheiden können, aber auch nicht scharf.“

Selbstverständlich kann es auch hier nicht meine Aufgabe sein, über die Fixierungsmittel selbst ausführlich zu berichten. Es sei dafür auf die schon citierten Handbücher, besonders Bolles Lee's und auf den schon citierten Aufsatz v. Wasielewski's¹⁾ über Fixierungsflüssigkeiten in der botanischen Mikrotechnik hingewiesen.

In der Botanik wird jetzt für feinere Untersuchungen sehr allgemein das bekannte Flemming'sche Gemisch aus Chrom-, Osmium- und Essigsäure benutzt, wie man z. B. beim Nachschlagen einiger Jahrgänge der Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie sehen wird. Im Bonner Laboratorium, welches in diesem Falle maßgebend sein dürfte, kommen neben diesem Gemische, zumal Alkohol, Alkohol-Essigsäure nach Carnoy, und Sublimat mit Essigsäure auf den Vordergrund.²⁾ Ich möchte hinzufügen, daß sich im Groninger Laboratorium nach langjähriger Erfahrung Chromsäure $\frac{1}{4}$ —1 Proz. in der Mehrzahl der Fälle für Pflanzengewebe sehr gut bewährt hat; bei der Zubereitung des Materials für die praktischen Übungen, auch der pharmazeutischen Botanik, wird es vielfach angewandt.

Aber natürlich bleibt es immer nötig zu bedenken, daß es eine ganze Menge anderer Fixierungsmittel gibt und daß darunter, je nach den zu erreichenden Zwecken, sich noch sehr geeignete befinden können. Es lohnt also in schwierigen Fällen fast immer die Mühe, Umschau zu halten, wobei selbstverständlich eine kritische Sichtung der Resultate immer die Hauptsache bleibt.

In diesem Sinne sei es mir erlaubt, die Aufmerksamkeit auf einige Fixierungsmethoden zu lenken, welche vielleicht, wo die mehr bekannten Mittel versagen, verdienen könnten, näher untersucht zu werden.

Allererst scheint mir die Methode Altmann's³⁾ der Beachtung wert, welcher kleine Organstückchen gefrieren ließ und bei einer Temperatur von etwa -30°C über Schwefelsäure im Vacuum vollständig austrocknete. Solche ausgefrorene Stückchen konnten ohne weiteres in Paraffin eingebettet werden, und Altmann benutzte die erhaltenen Schnitte dazu, die Wirkung verschiedener Fixierungsreagentien darauf auszuprobieren. Ich halte es für wahrscheinlich, daß diese Methode auch bei pflanzlichen Objekten in einigen Fällen mit Vorteil benutzt werden könnte. Altmann, der mit Kältemischungen arbeitete, bezeichnet die Methode, der langen Dauer des Austrocknens wegen, als sehr aufreibend, aber jetzt hält es gar nicht mehr schwer, während sehr langer Zeit noch viel niedrigere Temperaturen zu erzielen. Für tierische Objekte wurde die Methode vor

¹⁾ v. Wasielewski, Ztschr. f. wiss. Mikr., XVI, 1899, S. 303.

²⁾ Strasburger, Das botanische Praktikum, 4. Aufl., 1902, S. 57.

³⁾ Altmann, l. c., S. 27.

einigen Jahren mit besseren Hilfsmitteln und mit Erfolg durch Kolmer und Wolf angewandt.¹⁾

Auch Fluorwasserstoffsäure, welche bisher nur vereinzelt zur Fixierung benutzt wurde, wäre nach den Erfahrungen von Fräulein Tammes²⁾ in schwierigen Fällen zu empfehlen, weil sie nicht nur gut fixiert, sondern auch sehr schnell ins Innere großer Organstücke eindringt. Der allgemeinen Verbreitung des Mittels steht natürlich seine Giftigkeit im Wege und auch die unangenehme Eigenschaft, Glas anzugreifen, so daß man mit Flaschen arbeiten muß, deren Inneres mit Paraffin bedeckt ist. Doch könnte man auch Behälter aus Celluloid benutzen, welche man sich nach den Angaben von Vosmaer und Wijsman³⁾ selbst herstellen kann.

Dann sei hier noch auf eine von Overton⁴⁾ beschriebene Methode des Fixierens mit heißen Joddämpfen hingewiesen, welche, wie mir scheint, eine weitere Prüfung verdient.⁵⁾

Auch sei das Brom hier erwähnt, welches an Giftigkeit und Eindringungsvermögen der Fluorwasserstoffsäure nicht nachsteht, und sich sowohl in Lösung wie in Dampfform anwenden ließe. Ebenso wenig wie das Chlor, hat man es, soviel ich weiß, bis jetzt bei pflanzlichen Objekten auf seine fixierende Wirkung geprüft.

Heizung der Fixierungsmittel wird in vielen Fällen mit Vorteil stattfinden, und, wie ich schon mitteilte, ist es oft gut, durch Auspumpen der Luft das Eindringen des Fixierungsmittels zu fördern.

Spalteholz⁶⁾ hat darauf hingewiesen, daß man im allgemeinen bis jetzt bei der Herstellung von Fixierungsmitteln nicht genügend Rücksicht genommen hat auf ihren osmotischen Druck. Auch in der Botanik ist das, abgesehen von der Fixierung der Meerespflanzen, gewiß zu wenig beachtet, weshalb ich mir erlaube, hier die Aufmerksamkeit meiner Leser darauf zu lenken.

Die Fixierung findet im allgemeinen in Flaschen statt. Zumal für kleinere Objekte hat man noch besondere Behälter vorgeschlagen, in denen sie auch bei der weiteren Behandlung bleiben können. Von

¹⁾ W. Kolmer und H. Wolf, Über eine einfache Methode zur Herstellung von dünnen Paraffinschnitten ohne Reagenseinwirkung. Ztschr. f. wiss. Mikr., XIX, 1902, S. 148.

²⁾ Tine Tammes, Über die Verbreitung des Carotins im Pflanzenreiche. Flora, LXXXVII, 1900, S. 205.

³⁾ G. C. J. Vosmaer and H. P. Wijsman, On the Structure of some Siliceous Spicules of Sponges. Proceed. Kon. Ak. v. Wet. Amsterdam, VIII, 1905, S. 17.

⁴⁾ E. Overton, Mikrotechnische Mitteilungen aus dem botanischen Laboratorium der Universität Zürich. Ztschr. f. wiss. Mikr., VII, 1890, S. 14.

⁵⁾ Sie wurde später von H. Federley angewandt. Die Kopulation der Konidien bei *Ustilago Tragopogipratensis* Pers. Ref. Ztschr. f. wiss. Mikr., XXI, 1904, S. 534.

⁶⁾ Spalteholz, l. c., S. 17.

diesen erfreuen sich die Porzellansiebe nach Fairchild¹⁾ einer allgemeinen Benutzung. Osterhout²⁾ wendet zum Fixieren von zarten Algen kleine Collodiumsäckchen an.

Die Fixierungsmittel müssen alle ausgewaschen werden, und das findet in den meisten Fällen in laufendem Wasser statt. Verschiedene Einrichtungen zu diesem Zwecke sind in Gebrauch, aber es ist unnötig, dieselben hier zu beschreiben.

§ 6. Die Färbungsmethoden.

Schon vor 1870 waren die Anilinfarbstoffe erfunden, aber, wie gesagt, erst in den siebziger Jahren wurden dieselben allgemein in die Mikrotechnik eingeführt, und erst von dieser Zeit datiert die Benutzung der Färbungs- in Verbindung mit den Fixierungsmethoden und der Mikrotomtechnik.

Allererst muß hervorgehoben werden, daß die Färbung im allgemeinen in der Botanik nicht von so hervorragender Bedeutung ist wie in der tierischen Histologie. In weitaus den meisten Fällen ist die Differenzierung der pflanzlichen Gewebe so deutlich, daß es in dieser Hinsicht überflüssig ist, Farben anzuwenden. Nur bei Präparaten von meristematischen Geweben ist es oft nötig, um die Form der einzelnen Zellen deutlich zu sehen. Es leidet auch keinen Zweifel, daß pflanzliche Objekte nicht selten gefärbt werden, wenn es eigentlich nicht notwendig ist.

Dem Botaniker nützt die Färbung zumal bei cytologischen Studien, und dabei führt eine Färbung schon fertiggestellter Präparate meistens am besten zum Ziel. Daher wird in der Botanik die Durchfärbung ganzer Organstücke viel weniger angewandt als in der tierischen Histologie.

Wie bekannt, werden die Präparate in sehr vielen Fällen absichtlich überfärbt, und dann ausgewaschen, bis nur noch bestimmte Teile den Farbstoff behalten und dadurch deutlich hervortreten. Man hat dieses Verfahren als regressive Färbung bezeichnet. Ferner sind auch in der Botanik, zum Teil mit regressiven Färbungen kombiniert, Doppelfärbungen und auch Dreifachfärbungen sehr beliebt, durch welche dann verschiedene Teile des Präparats verschieden gefärbt werden.

Es ist sicher, daß mit Hilfe solcher Färbungen die interessantesten Untersuchungen durch die besten Untersucher, z. B. Flemming,

¹⁾ D. G. Fairchild, A perforated porcelain cylinder as washing apparatus. Ztschr. f. wiss. Mikr., XII, 1895, S. 301.

²⁾ W. J. V. Osterhout, Contributions to cytological Technique. Ref. Ztschr. f. wiss. Mikr., XXI, 1904, S. 527.

angestellt worden sind. Viele schöne Resultate, zumal über die Karyokynese, sind mit denselben erhalten. Aber es muß hier doch darauf hingewiesen werden, daß bei der Benutzung derselben eine kritische Beurteilung und Sichtung der Resultate viel mehr nötig ist als bei den älteren, nicht regressiven und einfachen Färbungen, und daß man hier sehr leicht dazu geführt werden kann, aus der Beobachtung von Färbungsdifferenzen Schlüsse zu ziehen, welche keinen genügenden Grund haben.

Es hängt dieses, wie ich glaube, zusammen mit der Frage, welche ich jetzt kurz besprechen will, inwiefern man Farbstoffen den Wert mikrochemischer Reagentien zuschreiben kann. Selbstverständlich können Färbungen nie als chemische Reaktionen im eigentlichen Sinne betrachtet werden, aber, wie ich oben hervorhob, gibt es eine botanische Mikrochemie im engeren Sinne, welche, ausgehend von einer auf makroskopischem und streng chemischem Wege erlangten Kenntnis der Gewebe, festzustellen sucht, in welchen Teilen derselben bestimmte Substanzen vorkommen. In solchen Fällen kann man vielen Farbstoffen eine Bedeutung für die Mikrochemie nicht absprechen.

Wenn man also z. B. mit Recht behauptet, daß Kongorot eigentlich nicht als ein Reagens auf Cellulose betrachtet werden darf, weil es auch Amyloid und die verschiedensten Schleimsorten tingiert¹⁾, so wird man andererseits zugeben müssen, daß Gilson, wenn er bei seinen berühmten Untersuchungen über die Kristallisation der Cellulose die Sphaerite mit Kongorot sich färben sieht, dieser Reaktion, in Verbindung mit allem sonst hier Bekannten, einen gewissen mikrochemischen Wert zuschreiben und die Färbung als eine Bestätigung seiner Resultate betrachten kann. Ebenso wird es oft, wie ich oben schon hervorhob, erlaubt sein, Färbungen durch Alkannin, Sudan III oder andere Farbstoffe mit zu benutzen als Stützen für die Meinung, daß Fette anwesend sind, und ebenso wird es in vielen Fällen erlaubt sein, aus dergleichen Färbungen den Schluß zu ziehen, daß Suberin oder Cutin vorhanden ist, welche Substanzen allerdings auch nicht chemische Individuen sind, sondern einen mehr allgemeinen und vagen chemischen Charakter besitzen, so wie Eau de Cologne oder Seife.

Aber ich möchte nun darauf hinweisen, daß ein mikrochemischer Wert von Färbungen nie vorhanden ist, wenn man mit regressiven oder Mehrfachfärbungen zu tun hat. Beim Entfärben wird die Farbe allmählich aus den Geweben ausgezogen, und auch die stärker färbbaren Teile werden, wo sie weniger voluminös und dünner sind, die Farbe schon verlieren können, wenn die dickeren Partien dieselbe

¹⁾ E. Heinricher, Ist das Kongorot als Reagens auf Cellulose brauchbar? Ztschr. f. wiss. Mikr., V, 1888, S. 343.

noch festhalten. Aus solchen Bildern auf chemische Differenzen schließen zu wollen, ist gewiß verfehlt, wenn es auch oft genug stattgefunden hat. Und ebenso steht es mit den Mehrfachfärbungen. Hochwichtig in dieser Richtung sind Fischer's¹⁾ Versuche, welche beweisen, wie sehr verschieden Färbungen ausfallen können, je nach den Umständen, welche bei der Färbung obwalten. Körnige Eiweißniederschläge konnte er vollkommen willkürlich auf sehr verschiedene Weisen färben, je nachdem er die Farbstoffe in verschiedener Reihenfolge oder in Mischung anwendete, oder auch zwischen der Anwendung verschiedener Farbstoffe die zuerst benutzte teilweise auszog. So konnte er nicht nur nach Belieben die kleineren Granula in der einen Farbe, die größeren in einer anderen erscheinen lassen, sondern auch diese Färbungen umkehren, so daß jetzt die größeren Granula gefärbt waren wie früher die kleinen und umgekehrt. Ebenso konnte er durch regressive Färbung, auch mit Doppelfärbung kombiniert, bei den größeren Eiweißkugeln sogenannte Spiegelfärbungen erzielen, wo der innere Teil als Spiegel anders gefärbt war als der äußere Teil, die Schale oder der Rahmen, welcher auch ganz entfärbt sein konnte. Auch hier gelang es ihm, wenn zwei Färbungen vorhanden waren, dieselben nach Belieben umzukehren.

Auch auf den sehr lesenswerten Abschnitt über Chromatophilie in Bolles Lee's Vademekum²⁾ sei es mir erlaubt, die Aufmerksamkeit hier zu lenken, und auch Spalteholz³⁾ hat sich in seiner schon mehrfach zitierten Schrift in demselben Sinne ausgesprochen, daß es unrichtig sei, regressive Färbungsmethoden irgend einen mikrochemischen Wert beizumessen.

Wir kommen also zu dem Schlusse, daß zwar Färbungen in bestimmten Fällen den Wert mikrochemischer Reaktionen haben, und als solche angewandt werden können, aber daß es nicht angeht, bei regressiver Färbung zu schließen, daß einzelne entfärbte Teile chemisch anders beschaffen sind als die noch gefärbten. Ebensowenig ist es gestattet, aus Doppelfärbungen auf die verschiedene chemische Natur verschieden gefärbter Teile zu schließen, oder sogar zu meinen, daß solche Tatsachen über die Ortsveränderung bestimmter Bestandteile Aufschluß geben können. Doch wird oft so verfahren, und es wird nicht nötig sein, hier Beispiele aus der Literatur zusammenzutragen, welche auch in den Schriften hervorragender Forscher nicht immer fehlen.

Aber nochmals möchte ich ausdrücklich betonen, daß sowohl regressive wie Mehrfachfärbungen, wenn man sie nur als morphologische

¹⁾ Fischer, l. c. Man vergleiche z. B. die schöne farbige Tafel und die sehr ausführliche Tafelerklärung.

²⁾ Bolles Lee, l. c., § 217, S. 153.

³⁾ Spalteholz, l. c., S. 32.

Hilfsmittel benutzt, um Strukturen zu sehen, welche man sonst nicht oder weniger deutlich beobachten könnte, einen außerordentlichen Wert haben, und daß die moderne Cytologie auch auf botanischem Gebiete denselben viel verdankt. Werden diese Methoden zum Ziehen mikrochemischer Schlüsse benutzt, so kann man nur sagen, daß sie, wie gelegentlich alles Gute in der Welt, dem Mißbrauch anheimfallen.

Für die Kernteilungen haben die Färbungsmethoden natürlich in der Botanik denselben Wert wie in der tierischen Histologie, auch das Studium der Plastiden ist durch Färbungen sehr gefördert worden, und bei der Untersuchung der Zellmembran spielen Farbstoffe eine bedeutende Rolle.

Eine Aufzählung der verschiedenen jetzt in der Botanik benutzten Färbungsmittel und Methoden wird der Leser hier nicht verlangen. Ich beschränke mich dazu, mitzuteilen, daß zur Untersuchung von Protoplasmastrukturen Gentianaviolett und Safranin, ferner die Flemming'sche Safranin-Gentianaviolett-Orangefärbung, auch Orangeverfahren genannt, und die Zimmermann'schen Färbungen der Plastiden mit Jodgrün, Fuchsin und Säurefuchsin sehr beliebt sind. Auch werden Hämatoxylin und Karmin noch vielfach angewandt, meistens in den neueren und viel besseren Formen, welche Mayer diesen Farbstoffen gegeben hat; Hämatoxylin zumal auch nach der Methode der Benda-Heidenhain'schen Eisenhämatoxylinfärbung. Das sind also alles Methoden, welche der Hauptsache nach der tierischen Histologie entlehnt wurden.

Teilweise andere Farbstoffe sind es, welche zur Färbung von Zellmembranen in der Botanik, und vielleicht allzuoft, benutzt werden. Die betreffenden Methoden sind natürlich von Botanikern ausgearbeitet worden. Zumal Mangin¹⁾ hat seine grundlegenden Untersuchungen über das Entstehen der Intercellularräume und die Pektinstoffe größtenteils mit Hilfe von Farbstoffen und auch Doppelfärbungen angestellt. Unter diesen Farbstoffen sind Rutheniumrot, Methylenblau, Fuchsin und verschiedene andere von Bedeutung. Aber auch früher wie später sind Membranfärbungen von verschiedenen anderen Forschern mit mehr oder weniger gutem Erfolge oft angewandt worden.

Eine zumal vom theoretischen Standpunkte interessante Frage ist die nach dem eigentlichen Wesen des Färbungsprozesses. Es stehen hier zwei entgegengesetzte Meinungen einander gegenüber. Einige, unter denen in erster Linie Gierke und Fischer²⁾ zu nennen sind, meinen, daß die Färbung mehr auf physikalischen Vorgängen beruht, andere, z. B. Heidenhain, führen dieselbe auf chemische Um-

¹⁾ L. Mangin, *Recherches anatomiques sur la distribution des composés pectiques*. Journ. de Bot., V, 1891, S. 400, und VI und VII, 1892—93.

²⁾ Fischer, l. c.

setzungsprozesse zurück. Meine Kenntnisse über diesen Gegenstand reichen nicht hin, um mir ein selbständiges Urteil darüber zu bilden, weshalb ich die Frage hier weiter ruhen lassen muß.

Zum Schluß will ich noch einiges über die von Ehrlich in die Wissenschaft eingeführte, sogenannte Vitalfärbung sagen. Versuche über die Aufnahme verschiedener Farbstoffe in Pflanzenzellen wurden, und zwar im großen Maßstabe, zuerst von Pfeffer¹⁾ angestellt, und später haben sich verschiedene andere Untersucher, zumal auch Overton²⁾ mit diesem Gegenstande beschäftigt. Ziemlich viele Farbstoffe werden in die Zellen aufgenommen, färben oft den ganzen Zellsaft, bilden Niederschläge in demselben, färben Körnchen, welche sich in der Vakuole oder auch im Protoplasma befinden und können auch von verschiedenen lebenden protoplasmatischen Gebilden festgehalten werden. Gewiß ist die Bedeutung der aufgefundenen Tatsachen für die Physiologie der Ernährung, insbesondere für die Kenntnis der diosmotischen Eigenschaften der Zelle, nicht zu unterschätzen. Man kann aber nicht sagen, daß die Methode bis jetzt in der Mikrotechnik zum besseren Verständnis mikroskopischer Strukturen sehr viel beigetragen hat. Massart³⁾ untersuchte mit ihrer Hilfe die innere Struktur niederer Pflanzen, die Némec'schen Beobachtungen⁴⁾ fibrillärer Strukturen in Wurzelspitzen von *Allium Cepa* mittels Methylenblauspeicherung bedürfen sehr der Nachprüfung und wären, sollten sie sich bestätigen lassen, gewiß von höchstem Interesse.

Vorläufig scheint es mir aber, daß die mikrotechnische Bedeutung der Vitalfärbung, im Anschluß an Pfeffer's Ausführungen, zumal darin zu suchen ist, daß sie es in vielen Fällen gestattet, den Beweis zu liefern, daß mehrere Vakuolen verschiedenen Inhalts in derselben lebenden Pflanzenzelle vorhanden sind, von denen einige z. B. imstande sind Methylenblau zu speichern, andere nicht, während in anderen Fällen die Anwesenheit verschiedener Vakuolen in derselben Zelle sich dadurch verrät, daß die blaue Farbe in denselben verschieden stark ist.

¹⁾ W. Pfeffer, Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Ein Beitrag zur Mechanik des Stoffaustausches. Unters. a. d. Bot. Inst. Tübingen, II, 1886, S. 179.

²⁾ E. Overton, Studien über die Aufnahme der Anilinfarben durch die lebende Zelle. Pringsh. Jahrb., XXXIV, 1900, S. 669.

³⁾ J. Massart, Recherches sur les organismes inférieurs. V. Sur le protoplasme des Schizophytes. Rec. de l'Institut. Bot. de l'Univ. de Bruxelles, V, 1902, S. 251.

⁴⁾ B. Némec, Die Reizleitung und die reizleitenden Strukturen bei den Pflanzen, 1901, S. 72.

§ 7. Die Mikrotomtechnik.

Die Mikrotomtechnik hat sich ganz in Verbindung mit den Fixierungs- und Färbungsmethoden entwickelt, und ist, wie sie jetzt vielfach in der Botanik geübt wird, auch größtenteils der tierischen Histologie entlehnt.

Am Ende der achtziger Jahre wurden verschiedene Aufsätze veröffentlicht, welche bezweckten, diese Methode in die Botanik einzuführen, in allen Hauptsachen so wie sie sich fertig in den Schwesterwissenschaften fand; etwas eigentlich Neues wurde nicht hinzugefügt, und das war auch nicht nötig. Ende 1887 erschien eine kurze Notiz Selmar Schönland's¹⁾, welche schon alles Wesentliche brachte. Im Anfang des nächsten Jahres publizierte ich eine etwas ausführlichere Mitteilung²⁾ über denselben Gegenstand, und 1890 erschien noch eine Abhandlung von L. Koch.³⁾ Nach und nach hat sich das Mikrotom in die Botanik eingebürgert, und jetzt hat man in den meisten botanischen Laboratorien mit diesem Instrumente zu arbeiten und seinen Wert zu schätzen gelernt.

Das Mikrotom.

Meiner Erfahrung nach sind fast alle modernen Mikrotome, welche von kompetenten Mechanikern angefertigt sind, und das ist die Mehrzahl, zum Erhalten guter Schnitte geeignet, vorausgesetzt, daß man über gut geschliffene Messer zu verfügen hat. Das eine Instrument wird etwas mehr leisten als das andere, bequemer in der Handhabung sein, dünnere Schnitte liefern können usw., aber mit guten Messern können auch die weniger vorzüglichen Mikrotome noch sehr wohl brauchbare Resultate geben.

Alle bis jetzt bestehenden und für botanische Untersuchungen gebrauchten oder brauchbaren Instrumente hier kurz zu beschreiben, wäre nicht nur des Raumes wegen unmöglich, sondern auch unnütz. Man kann in den schon früher angedeuteten Quellen, zumal in den Jahrgängen der Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie, die ausführliche Beschreibung, oft mit Abbildungen, der meisten Mikrotome finden.

¹⁾ Selmar Schönland, Ein Beitrag zur mikroskopischen Technik. Bot. Centralbl., XXX, 1887, S. 283.

²⁾ J. W. Moll, The application of the paraffin-embedding method in Botany. Bot. Gaz., XIII, 1888, S. 5. In französischer Übersetzung in Journ. d. Mikrographie, XII, 1888, S. 111.

³⁾ L. Koch, Die Paraffineinbettung und ihre Verwendung in der Pflanzenanatomie. Pringsh. Jahrb., XXI, 1890, S. 367.

Aber ich glaube, daß es wohl einigen Nutzen haben kann, nacheinander die verschiedenen Teile, aus welchen ein Mikrotom zusammengesetzt ist, zumal auch die gegenseitigen Bewegungen dieser Teile zu besprechen, und zu zeigen, unter welchen Formen dieselben vorkommen können. Durch eine solche analytische Darstellung wird der Leser instande sein, sich von den Fortschritten auf diesem Gebiet eine richtige Vorstellung zu bilden, ohne daß es nötig wäre, bestimmte Instrumente ausführlicher zu beschreiben.

Allererst bemerke ich, daß es gut sein wird, die jetzt noch allgemein gebräuchliche Bezeichnung *Schlittenmikrotome* bei dieser Besprechung ganz beiseite zu lassen. Wie man aus dem Folgenden sehen wird, stehen die Mikrotome, welche oft als solche angedeutet werden, keineswegs in einem nachweisbaren Gegensatz zu anderen, für welche dieser Name nicht benutzt wird.

Alle Mikrotome, ohne Ausnahme, haben den Zweck, zwei Bewegungen in senkrecht zueinander orientierten Richtungen auszuführen. Durch die eine Bewegung soll die relative Stellung von Objekt und Messer so geändert werden, daß durch die zweite Bewegung dem Objekt ein dünner Schnitt entnommen werden kann. Die erste Bewegung, welche stets in letzter Instanz durch die Drehung einer Mikrometerschraube verursacht wird, werde ich als die *Mikrometerbewegung* bezeichnen, die zweite Bewegung, welche den Schnitt darstellt, als die *Schnittbewegung*.

Es ist nun selbstverständlich¹⁾, bei diesen beiden Bewegungen theoretisch vollkommen gleichgültig, ob sie durch Stellungsänderungen des Messers oder des Objekts, oder beider zugleich zustande kommen. Den letzteren Fall findet man an keinem Mikrotome verwesentlich und kommt es auch, soviel mir bekannt, nicht vor, daß das Objekt unbeweglich ist und das Messer beide Bewegungen ausführt. Das Umgekehrte aber, nämlich vollständige Unbeweglichkeit des Messers, während das Objekt beide Bewegungen ausführt, findet man bei verschiedenen Instrumenten (*Minot, Cambridge Rocking Microtome*). Auch kann natürlich das Messer die eine, das Objekt die andere Bewegung ausführen, und so findet man Mikrotome mit Schnittbewegung des Messers und Mikrometerbewegung des Objekts (*Thomas-Jung, Schanze, de Groot*), aber auch solche mit Schnittbewegung des Objekts und Mikrometerbewegung des Messers (*Reinhold-Gil-*

¹⁾ K. Tellyesniczky ist anderer Meinung, wo er sagt: „Wenn schon etwas auf dem Gebiete des Paraffinschneidens verworfen werden soll, so sind es jene scheinbar geistreich konstruierten, sich der queren Messerstellung bedienenden Mikrotome, bei welchen, wie auf den Kopf gestellt, die Bewegungen nicht das hierzu berufene und leicht bewegliche Messer, sondern das Objekt schwerfällig und ungeschickt vollzieht.“ Ztschr. f. wiss. Mikr., XVIII, 1901, S. 21. Es möchte aber nicht leicht sein, die Richtigkeit dieses Satzes zu beweisen.

tay). Gegen keine einzige dieser Einrichtungen wäre prinzipiell auch nur das Geringste einzuwenden.

Die Richtung der Bewegungen kann verschieden sein, das heißt, man hat Mikrotome, bei welchen die Mikrometerbewegung horizontal, die Schnittbewegung senkrecht stattfindet (Minot, Cambridge Rocking Microtome, Reinhold-Giltay), aber auch solche, welche ein entgegengesetztes Verhalten zeigen (Thoma-Jung, Schanze, de Groot). Das letztere findet man natürlich vorzugsweise bei Mikrotomen, welche für das Schneiden unter Flüssigkeit eingerichtet sind.

Übrigens läßt sich über die Art und Weise beider Bewegungen noch folgendes sagen.

Bei der Mikrometerbewegung wird die Ortsveränderung der Mikrometerschraube auf sehr verschiedene Weise auf Objekt oder Messer übertragen. Man unterscheidet hier: 1. die direkte Übertragung (Reinhold-Giltay, Schanze, de Groot), welche immer mit irgendwelcher Art der Schlitten- oder Cylinderführung des Objektes oder Messers verbunden ist; 2. die Übertragung mittels geneigter Schlittenführung, und in diesem Falle kann man noch den freien Schlitten (Thoma-Jung, Leyser-Rivet) oder die feste Führung (Vinassa) unterscheiden; 3. die Übertragung durch Vermittlung eines Hebels (Cambridge Rocking Microtome); 4. die Übertragung mittels einer Parallelogrammbewegung (Rivet-Fritsch). Von diesen Übertragungen wären, aus naheliegenden Gründen, die mit freier Schlittenführung und die mit Parallelogrammbewegung als prinzipiell weniger richtig zu bezeichnen; alle anderen sind von solchem Gesichtspunkte aus vorwurfsfrei.

Auch die Schnittbewegung kann sehr verschieden stattfinden. Allererst lassen sich dabei diejenigen Fälle unterscheiden, in welchen nur die Ebene der Bewegung bestimmt ist, nicht die Bewegung in der Ebene selbst (Cylindermikrotome mit durchlöcherter Platte, über welche das Messer aus freier Hand geführt wird, Gefriermikrotom nach Cathcart oder nach Hughes und Lewis, auch Williams' Ice and salt Freezing Microtome). In allen anderen Fällen ist nicht nur die Ebene der Bewegung bestimmt, sondern auch die Bewegung selbst in dieser Ebene. Auch hier kann man wieder zwei verschiedene Fälle unterscheiden, je nachdem die Bewegung schiebend (geradlinig) oder drehend (kreisbogenförmig) stattfindet. In dem ersteren Falle findet man immer Schlittenführung, welche wieder in einer freien (Thoma-Jung, Schanze), oder festen (Vinassa, de Groot, Minot, Reinhold-Giltay) unterschieden werden kann; die erstere bietet theoretisch natürlich wieder gewisse Nachteile.

Eine drehende Schnittbewegung kann aber sehr verschieden zustande kommen. Es lassen sich hier allererst die Achsenführung und die Parallelogrammführung (Mikrotom System Beck-Becker) unterscheiden.

Die Achsenführung muß noch etwas näher betrachtet werden, denn sie ist prinzipiell verschieden, je nachdem die Achse, um welche die Schnittbewegung stattfindet, der Schnittfläche des Objektes parallel oder senkrecht zu derselben gestellt ist. Den ersteren Fall bietet uns der von Darwin erfundene Cambridge Rocking Microtome; den zweiten, den der Achsenführung im engeren Sinne, findet man vielfach (Mikrotom Thate-Pensky, Triepel's Cylinder-Rotations-Mikrotom¹⁾, Fromme's Patent-Mikrotom ohne Schlittenführung, Reichert's Henkelmikrotom, Leitz' Demonstrations- und Studentenmikrotom).

Gegen die Achsenführung des Cambridge Rocking Microtome wäre nur einzuwenden, daß man nicht flache sondern gebogene Schnitte bekommt, was aber praktisch oft von geringer Bedeutung ist.²⁾

Gegen die Achsenführung im engeren Sinne läßt sich aber ein prinzipielles Bedenken erheben, weil hier die Schnittbewegung, von der Achse ausgehend, nach außen an Schnelligkeit zunimmt, so daß verschiedene Teile desselben Schnittes durch eine verschieden schnelle Bewegung hergestellt werden. Man hat diese Art der Schnittbewegung öfters eingeführt, um soviel wie möglich die Bewegung beim Schneiden aus freier Hand nachzuahmen. Der Vorzug des Schneidens aus freier Hand besteht aber keineswegs in einer bogenförmigen Führung des Messers, sondern darin, daß ein fühlendes und denkendes Wesen die Hand führt, und das läßt sich nicht durch eine Achsenführung der Schnittbewegung ersetzen.

Eine Form der Schnittbewegung, welche man bis jetzt, soviel ich weiß, für Mikrotome nicht versucht hat, ist das System der Kreissäge. Es bestände darin, daß man die Rotation eines kreisförmigen Messers um eine centrale Achse, im Zusammenhang mit einer geradlinigen Schnittbewegung anwenden würde. Auch diese Art der Bewegung wäre theoretisch vorwurfsfrei und in mancher Hinsicht empfehlenswert. Man findet sie in den Patent-Aufschnitt-Schneidemaschinen System van Berkel mit Vorteil angewandt. Diese Apparate wurden auch schon gelegentlich zu botanischen Zwecken verwendet.

¹⁾ Ztschr. f. wiss. Mikr., XXII, 1905, S. 118. Im Register leicht zu übersehen.

²⁾ Die Cambridge Scientific Instrument Company hat später ein flachschneidendes, schwingendes Mikrotom konstruiert. Bei diesem Instrumente ist aber die Schnittbewegung des ursprünglichen Rocking Microtome verlassen und findet Achsenführung im engeren Sinne statt.

Mikrometer- und Schnittbewegung beide finden bei vielen Mikrotomen einfach mit der Hand statt, aber bekanntlich hat man auch oft Einrichtungen getroffen, durch welche diese Bewegungen auf mancherlei Weise automatisch vermittelt werden. Es würde nicht lohnen, diesen Gegenstand hier ins einzelne zu verfolgen; es genügt darauf hinzuweisen, daß in solchen Fällen meistens eine Kurbel mit der Hand, mit dem Fuße oder selbst auch mittels eines Motors gedreht wird, indem die Bewegungen auf sehr verschiedene Weise durch Hebel, Zahnräder, Ketten, exzentrische Scheiben, Saiten usw. übertragen werden.

Nachdem wir so die verschiedenen Bewegungen des Mikrotoms einer Analyse unterworfen haben, muß jetzt noch einiges über die Messer mitgeteilt werden, und hier werde ich nacheinander die Form des Messers, seine Befestigung und seine Stellung behandeln.

Nach der Gestalt kann man Messer mit gerader und mit gebogener Schneide unterscheiden. Die meisten Mikrotome führen Messer der ersteren Art. Gebogene Messer kommen aber auch vor und zwar, so viel ich weiß, nur in Verbindung mit Achsenführung im engeren Sinne. Der Schnittpunkt der Achse mit der Bewegungsebene des Messers kann dann noch sehr verschiedene Stellungen einnehmen in bezug zu dem von der Schneide gebildeten Bogen (Fromme's Patent-Mikrotom ohne Schlittenführung, Exzenter-Rotationsmikrotom „Herzberge“).

Die Befestigung des Messers kann entweder an einem Ende (Thoma-Jung, Schanze) oder auch an beiden Enden (Minot, Reinhold-Giltay, Vinassa, Thate-Pensky) stattfinden. Die erstere Art der Befestigung ist natürlich die mechanisch minderwertige. Bei den meisten Mikrotomen ist übrigens die Befestigung in der Messerklemme eine mehr oder weniger verstellbare.

Die Messerstellung kann sehr verschieden sein. Über die Frage nach der Größe des Winkels, welchen die Messerklinge mit der Schnittebene bilden soll, ist viel, meiner Ansicht nach selbst zu viel, geschrieben worden. Übrigens schneidet man entweder mit schief oder mit quer zur Richtung der Schnittbewegung gestellter Messerschneide, das letztere nur wenn man Schnittbänder aus Paraffin herstellen will. Darauf werde ich unten noch zurückkommen.

Ich brauche kaum darauf hinzuweisen, daß, wo man Achsenführung im engeren Sinne mit stark verstellbarem und sogar gebogenem Messer verbindet, sich sehr komplizierte und fast unkontrollierbare Schnittbewegungen erzielen lassen, welche es oft schwer halten möchte theoretisch zu begründen.

Eine Sache von großer Bedeutung ist natürlich bei vielen Mikrotomarbeiten die genaue Orientierung der Schnitttrichtung in bezug auf die Gestalt des Objekts. Man kann dieselbe

durch bewegliche Objekt- oder Messerklemmen der verschiedensten Art, auch durch beide zusammen (Reinhold-Giltay) zustande bringen.

Die Anfertigung der Schnitte findet übrigens, wie bekannt, trocken oder auch unter Benetzung statt, und im letzteren Falle benutzt man verschiedene Tropfapparate oder auch Tauchvorrichtungen, welche ich hier nicht zu beschreiben brauche.

Aus der hier gegebenen Analyse des Mikrotoms geht hervor, daß es keine leichte Aufgabe sein würde, wo so viele Kombinationen möglich sind und auch tatsächlich vorkommen, die bestehenden Instrumente in scharf umschriebene Gruppen einzuteilen. Ich werde das auch nicht wagen, sondern mir nur erlauben hier auf einige Formen des Mikrotoms hinzuweisen, welche für den Botaniker besondere Bedeutung haben.

Dazu kann man die Gefriermikrotome, welche zur raschen Orientierung bei tierischen Geweben so allgemeine Anwendung finden, nicht rechnen. Für feinere Untersuchungen steht die Gefriermethode anderen nach, und die botanischen Objekte sind im allgemeinen, selbst in lebendem Zustande, von einer Konsistenz, welche die Anfertigung von guten Schnitten ohne Gefrieren ermöglicht. Beim Studium der Algen wird aber das Gefriermikrotom mit Vorteil von einigen Forschern angewandt.

Hiermit hängt es auch zusammen, daß die schon von alters her benutzten Handmikrotome mit Cylinderführung, welche jetzt in sehr guter Ausführung zu haben sind, für botanische Zwecke noch oft genug brauchbar sind, wenn es nur darauf ankommt ebene und umfangreiche Schnitte darzustellen, welche aber nicht sehr dünn zu sein brauchen.

Weiter werden natürlich diejenigen Mikrotome, welche eine vielseitige Anwendung zulassen, wie die Thoma-Jung'schen, die von Schanze usw., auch in der Botanik viel benutzt. Ebenso für bestimmte Zwecke diejenigen Mikrotome, welche nur für die Herstellung von Schnittbändern aus Paraffin eingerichtet sind (Reinhold-Giltay, Minot, de Groot, Cambridge Rocking Microtome). Ihrer einseitigen Ausbildung entsprechend hat man diesen letzteren Instrumenten sehr hohe Anforderungen in diese bestimmte Richtung stellen können.

Für Botaniker, welche oft mit Hölzern und harten, getrockneten Objekten arbeiten, zumal auch für pharmakognostische Untersuchungen, sei hier noch auf das eigens zu diesem Zwecke, sehr fest gebaute Mikrotom von Vinassa hingewiesen, während von der Firma Leppin und Masche in Berlin, nach den Angaben des Herrn Michel, ein soviel ich weiß nicht veröffentlichtes Mikrotom angefertigt wird, welches ebenfalls imstande ist, sehr große Präparate von den meisten Holzarten zu liefern.

Die Einbettungsmethoden.

Die Bedeutung der Einbettungsverfahren ist eine sehr große; nur in Verbindung mit diesen hat die Mikrotomtechnik sich ausbilden können, wie es der Fall gewesen. Nur durch die Einbettung wird es möglich auch sehr kleine Objekte bequem in Schnitte zu zerlegen und auch von sehr zarten und weichen Organen feine und umfangreiche Schnitte in genau bestimmten Richtungen anzufertigen. Weiter kann man nur auf diese Weise Schnitte aus komplizierten Organen erhalten, in denen alle Teile, welche sonst ihren Zusammenhang verlieren würden, ihre gegenseitige Lage genau behalten. Auch ermöglicht die Einbettung, zumal in Paraffin, die Anfertigung viel dünnerer Schnitte als sonst möglich wäre. Erst mit Hilfe dieser Verfahren können also die Mikrotome wirklich das leisten, wozu sie berufen sind.

Dazu kommt, daß es zwar ohne Einbettung mit Hilfe eines Mikrotoms möglich, aber doch mit derselben viel leichter ist, ganze Objekte in vollständige Schnittserien zu zerlegen, welche aus Tausenden von Schnitten bestehen können. Man kann so den inneren Bau ganzer Organe mit einer nie geahnten Vollständigkeit kennen lernen, ohne auch nur eine einzige Zelle, oder selbst einen Teil einer Zelle zu übersehen, und es ist dadurch möglich geworden die Kenntnis dieses inneren Baues sehr wesentlich zu erweitern.

Auf die Bedeutung der Schnittserien, speziell für cytologische Untersuchungen, komme ich unten bei der Besprechung der Paraffineinbettung noch zurück, denn nur mit Hilfe dieser Einbettung kann hier die Methode der Serien wirklich etwas leisten. Jetzt sei es mir aber erlaubt schon etwas mitzuteilen über die Bedeutung der Schnittserientechnik für die Beantwortung mikroskopisch-anatomischer Fragen, wo es sich also um das gegenseitige Verhalten der verschiedenen, ein Organ zusammensetzenden Gewebe handelt, und wo auch die Celloidineinbettung Vorzügliches leisten kann. Man könnte meinen, daß in diesen Fällen die Mikrotomtechnik auch ohne Schnittserien von größter Bedeutung wäre, weil sie es erlaubt, dünne, genau orientierte, vollkommen mediane und ebene Schnitte herzustellen, viel bessere als es früher, auch bei der größten Gewandtheit, aus freier Hand möglich war. Es wäre sehr gut denkbar, daß die Vortrefflichkeit solcher Schnitte es erlauben würde ohne weiteres in verschiedenen Geweben z. B. den Zusammenhang verschiedener Zellkomplexe festzustellen, wo das früher nicht oder nicht ganz sicher möglich war. Dem ist aber nicht so. Die Leistungen früherer Zeit in dieser Richtung, z. B. bei der Untersuchung meristematischer Gewebe, kann man in der Tat nur bewundern, aber nicht verbessern. Zwar kostete es einen großen Aufwand an Zeit und Mühe, und war es nicht jedermanns Sache aus freier Hand wirklich gute derartige Schnitte her-

zustellen, aber die Resultate, welche Untersucher wie Hanstein, Sanio, Nägeli, Treub und andere erzielten, standen den jetzt durch einzelne Mikrotomschnitte erreichbaren nicht nach. Man darf behaupten, daß fast alles, was sich mittels einzelner guter Schnitte erhalten läßt, von den früheren Forschern schon gefunden wurde.

Das stellte sich z. B. bald heraus, als J. C. Schoute anfang, die Frage nach dem Zusammenhange von Van Tieghem's Centralcylinder und Hanstein's Plerom mit Hilfe von Mikrotomschnitten zu untersuchen.¹⁾ In guten Mikrotomschnitten ist es unmöglich, bestimmte Zellreihen mit Sicherheit über weitere Strecken zu verfolgen, weil diese Reihen nie vollkommen gerade sind. Es war hier, um zum Ziele zu gelangen, nötig, eine Methode zu benutzen, welche Schoute schon in seiner Arbeit über das Kambium bei der Untersuchung des Etagekambiums²⁾ begründet, später, den eigentümlichen Verhältnissen im Vegetationskegel entsprechend, in seiner Stelärtheorie³⁾ weiter ausgebildet hat. Es würde mich zu weit führen, hier diese Methode ausführlich zu besprechen; sie bezweckt eine vollständige Rekonstruktion des Zellenbaues aus aneinanderschließenden, auch in verschiedenen Richtungen angefertigten Schnitten. Hier genügt es, darauf hinzuweisen, daß es nur mit Hilfe dieser Methode gelingt, in mikroskopisch-anatomischen Fragen weiter zu kommen als es den älteren Anatomen möglich war, und daß diese Methode nur anwendbar ist in solchen Fällen, in welchen man über lückenlose Schnittserien verfügen kann. Und diese werden sich in vielen Fällen nur mit dem Mikrotom und zwar unter Mithilfe eines Einbettungsverfahrens darstellen lassen. Die Bedeutung der Einbettung ist also in dieser Richtung eine sehr große.

In fast allen Fällen werden die Objekte vor der Einbettung fixiert, entwässert und gehärtet, in einzelnen ist es aber im Gegenteil nötig, harte Objekte holzartiger Natur weich zu machen, um das Schneiden derselben im eingebetteten Zustande möglich zu machen. Es ist dazu in neuerer Zeit die Einwirkung von Fluorwasserstoffsäure von Jeffrey⁴⁾ empfohlen worden, und wenn sich die so erhaltenen guten Resultate bestätigen, kann diese Methode als ein entschiedener Fortschritt bezeichnet werden. Die Härtung und Entwässerung finden meistens durch allmähliche Überführung der Objekte in Alkohol statt

¹⁾ J. C. Schoute, Die Stelärtheorie, Groningen 1902, Jena 1903.

²⁾ J. C. Schoute, Über Zellteilungsvorgänge im Kambium. Verh. Kon. Ak. v. Wet. Amsterdam, 2. Sectie, Dl. IX, 1902, No. 4, S. 30.

³⁾ Schoute, l. c. S. 45 und 64.

⁴⁾ A. B. Plowman, The celloidin method with hard tissues. Bot. Gaz., XXXVII, 1904, S. 456.

und man muß dabei langsam verfahren, weil sonst leicht Schrumpfungen auftreten. Es ist nicht nötig, die verschiedenen Methoden, welche man benutzt, um diesen Zweck zu erreichen, hier weiter zu besprechen.

Die Paraffineinbettung.

Bekanntlich werden die entwässerten Objekte, unter Beachtung der nötigen Vorsichtsmaßregeln, auf welche ich hier nicht weiter eingehe, in irgend ein Lösungsmittel für Paraffin und daraus in reines Paraffin übergeführt.

Das Paraffin muß, nachdem es in die Objekte eingedrungen ist, rasch zum Erstarren gebracht werden, und auf verschiedene Weise gießt man Paraffinblöcke, welche auf das Mikrotom befestigt werden können. Man hat Definierapparate ersonnen, um die Paraffinblöcke so zu beschneiden, daß die Schnitte eine richtige Form bekommen. Beim Anfertigen der Schnitte benutzt man oft besondere Einrichtungen, Schnittstrecker usw., um das Aufrollen derselben zu verhindern. Die angefertigten Schnitte werden oft auf Wasser geglättet und nachher auf das Deck- oder Objektglas festgeklebt. Eine ausgedehnte Literatur mit zahlreichen „neuen Methoden“ hat sich über alle diese Gegenstände entwickelt, besondere Wasserbäder und Öfen zur Paraffineinbettung hat man erfunden, usw.

Es würde nicht die Mühe lohnen, hier über das alles zu berichten. In den schon mehrmals citierten Büchern findet man über alle diese Sachen das Nötige und etwas Allgemeines läßt sich kaum darüber sagen. In vielen Fällen ist die Benutzung der einen oder der anderen Methode Geschmacksache, in anderen ist man, dem besonderen Zweck der Arbeit entsprechend, von selbst auf eine bestimmte Methode angewiesen.

Über drei Gegenstände möchte ich hier aber etwas ausführlicher handeln: 1. über die Vor- und Nachteile der Anfertigung zusammenhängender Schnittbänder, 2. über das Abziehen der Messer zum Zwecke der Erzielung sehr dünner Schnitte, 3. über die Bedeutung des Paraffinverfahrens für cytologische Untersuchungen, weil es die Anwendung einer Methode ermöglicht, welche ich als die Methode der mikroskopischen Präparate zweiter Ordnung bezeichnen werde.

Die Schnittbänder. Lückenlose Schnittserien kann man sich selbstverständlich mit jedem gut arbeitenden Mikrotom auch ohne Paraffineinbettung herstellen und auf die Bedeutung derselben habe ich oben schon hingewiesen. In den meisten Fällen aber ist die Herstellung ausgedehnter Serien eine mühsame und sehr zeitraubende, langweilige Arbeit.

Im Jahre 1885 wurde nun von Spee ¹⁾ ein Verfahren beschrieben, wobei man, mit quergestelltem Messer arbeitend, die aufeinanderfolgenden Paraffinschnitte von selbst aneinanderkleben läßt, so daß man eine Schnittserie bekommt in der Form eines zusammenhängenden Paraffinbandes. Spee wies darauf hin, wie dadurch die technischen Schwierigkeiten des mühsamen Ordneus der Schnitte in der Hauptsache beseitigt werden, und zumal auch der damit verbundene Zeitverlust vermieden wird. In der Tat bringt man mit Hilfe dieser Methode in einer halben Stunde fertig, was sonst einen ganzen Tag Arbeit kostet. Es kann denn auch nicht wundern, daß die Methode Beifall fand und den besten Beweis dafür liefert die Tatsache, daß man sogar verschiedene Mikrotome konstruiert hat, welche hauptsächlich oder auch selbst ausschließlich für die Herstellung solcher Schnittbänder eingerichtet sind.

Wenn nun auch viele Forscher die Methode hoch anschlagen, so gibt es andererseits immer noch eine bedeutende Anzahl, welche dieselbe nicht benutzen wollen. Rawitz ²⁾ kommt sogar zu dem Schlusse, daß man diese Methode je eher je lieber verlassen sollte, weil die Präparate in die Richtung der Längsachse des Bandes zusammengepreßt werden, so daß ihre Form oft sehr bedeutend geändert wird.

Nun sei es mir fern, zu behaupten, daß diese Methode nicht wie jede andere ihre Nachteile hat, aber diese sind so gering, die Vorteile hingegen so groß, daß ich hier einiges mitteilen möchte, um vielleicht einzelne Gegner davon zu überzeugen, daß wenigstens die Hebung des von Rawitz betonten Fehlers sehr leicht möglich ist.

Es ist allerdings nicht zu leugnen, daß die quere Stellung des Messers, welches also nicht schneidet, sondern wie ein Meißel arbeitet, etwa abhobelt, eine gewisse Zusammenpressung der Schnitte in der Längsrichtung des Bandes verursacht, welche zwar auch bei schiefer Messerstellung besteht, aber dann *ceteris paribus* meistens in geringerem Grade. Schon 1892 ³⁾ habe ich darauf hingewiesen, und die verschiedenen Ursachen dieser Erscheinung klargelegt. Der Fehler macht sich um so stärker bemerkbar, je dünnere Schnitte man anfertigt und kann in der Tat bei schlechter Handhabung sehr schädlich werden, selbst Präparate ganz verderben.

¹⁾ Graf F. Spee, Leichtes Verfahren zur Erhaltung linear geordneter, lückenloser Schnittserien mit Hilfe von Schnittbändern. *Ztschr. f. wiss. Mikr.*, II, 1885, S. 7. Auch: A. Brass, Mitteilungen zur mikroskopischen Technik. *Ibid.*, S. 307.

²⁾ B. Rawitz, Bemerkungen über Mikrotomschneiden und über das Färben mikroskopischer Präparate. *Anat. Anz.*, XIII, 1897, S. 66. Der Verf. meint, „zum Sägen gehört unbedingt das Hin- und Herschieben des benutzten Instrumentes“. Er würde also Kreis- und Bandsägen nicht als Sägen bezeichnen.

³⁾ J. W. Moll, Das Mikrotom Reinhold-Giltay. *Ztschr. f. wiss. Mikr.*, IX, 1892, S. 456.

Aber ich zeigte in der citierten Abhandlung, daß dieser Fehler, wo er vorkommt, nur von dem für diese Arbeit ungeeigneten Zustande des Messers herrührt, welches übrigens vielleicht tadellos geschliffen sein mag. Bei einer Schnittdicke von 5 bis 10 μ darf von einer Zusammenpressung gar nicht die Rede sein, für dünnere Schnitte, bis zu 2 μ herab, läßt sie sich so sehr herabsetzen, daß sie gar nicht schädlich mehr ist, aber alles nur unter der Bedingung, daß man zum Schleifen der Messer genügend scharfe Schleifmittel benutzt und dasselbe nicht auf dem Streichriemen abzieht.

Ein anderer Fehler, der bei der Anfertigung von Schnittserien gelegentlich vorkommt¹⁾, ist das durch die Reibung der Messerschneide Elektrischwerden des Schnittbandes, so daß es durch metallene Gegenstände, auch durch das Messer selbst, angezogen wird. v. Walsem²⁾ hat angegeben, wie man diese Erscheinung am fertig gestellten Bande verschwinden lassen kann, z. B. durch Annäherung desselben an eine Flamme. Nach meiner Erfahrung ist die Elektrizität bei fertigen Bändern zwar lästig, aber sie verdirbt die Arbeit doch keineswegs. Anders steht es aber, wo man dünnere Schnitte, bis 2 μ , anfertigt; wenn in diesem Falle die so äußerst zarten Schnitte an dem Messer kleben, so werden sie oft beim Fortschieben des Bandes zerrissen, und gelegentlich, wenn auch glücklicherweise nicht oft, kann es vorkommen, daß die Elektrizität die Herstellung solcher Bänder fast ganz unmöglich macht, ohne daß man, soviel mir bekannt, dagegen etwas auszurichten vermöchte.

Das Abziehen der Messer zur Erzielung sehr dünner Schnitte. Ein großer Vorteil der Paraffineinbettung ist es ohne Zweifel, daß dieselbe es erlaubt, viel dünnere Schnitte zu erzielen, als mit irgend einem anderen Verfahren möglich ist. Die Erfahrung hat gelehrt, daß man regelmäßig tadellose Schnittbänder, welche nur 2 μ dick sind, erhalten kann, aber nur unter der Bedingung, daß man über eigens zu diesem Zwecke abgezogene Mikrotommesser verfügen kann. Es sei mir also erlaubt, hier über diesen Gegenstand noch etwas mitzuteilen.

Die Fortschritte der modernen Industrie, welche dem Mikroskopiker in mancher Hinsicht die Arbeit so sehr erleichtert haben, brachten es glücklicherweise auch mit sich, daß verschiedene Firmen tadellos geschliffene Mikrotommesser liefern, und es ist nur selbstverständlich, daß man in fast allen Laboratorien die Messer regelmäßig zum Abziehen dem Mechaniker anvertraut. So läßt es sich erklären, daß die Mikroskopiker im allgemeinen die Kunst des Messer-

¹⁾ Moll, l. c., S. 461.

²⁾ G. C. van Walsem, Über elektrische Erscheinungen an Paraffinschnitten. Anat. Anz., XI, 1895, S. 41.

schleifens vernachlässigen, während, wie ich oben schon hervorhob, die älteren, welche daran gewöhnt waren, fast in jeder Hinsicht ihren eigenen Bestrebungen überlassen zu werden, diese Kunst sehr viel besser verstanden. Wenn man z. B. die Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie nachschlägt und die ungeheure Menge von Beschreibungen neuer Mikrotome, neuer Methoden zum Fixieren, Einbetten, Färben, Aufkleben usw. ansieht, so muß man sich darüber wundern, wie äußerst selten das Schleifen der Messer die Forscher beschäftigt hat. Gottschau¹⁾ teilt einiges über die Form der Messer und das Abziehen auf dem Streichriemen mit, und Brass²⁾ behandelt das Schleifen und Abziehen mittels einer Abziehvorrichtung am Rücken des Messers. Abgesehen von einer Abhandlung, welche ich unten noch citieren werde, ist das alles, was sich in 22 Jahrgängen auftreiben läßt.

Es scheint mir aber, daß es besser wäre, daß die Botaniker ihre Aufmerksamkeit wieder mehr auf diesen Gegenstand richteten, denn wer nicht imstande ist, seine Messer selbst zu schärfen, ist auch nicht gut imstande, sie zu beurteilen, und das ist eben bei Mikrotomarbeiten gefährlich, weil es feststeht, daß das Messer am Mikrotom das einzige wirklich maßgebende Element ist. Mißerfolge in der Mikrotomtechnik gehen denn auch oft aus dieser Unkenntnis hervor, wie das schon aus dem Mitgeteilten über die Schnittbänder erhellt.

Solange man nun aber beim Schneiden nicht unter die Dicke von $5\ \mu$ hinabgeht, zumal wenn man immer mit schief gestelltem Messer arbeitet, wird man in den meisten Fällen die Arbeit des Schleifens dem Mechaniker ohne Nachteil überlassen können. Aber wenn man, z. B. zu feineren cytologischen Untersuchungen, sich regelmäßig Schnittbänder von $2\ \mu$ Dicke anfertigen will, dann ist es unbedingt nötig, sich selbst zu helfen. Von verschiedenen tüchtigen Mechanikern habe ich sorgfältig und wirklich schön geschliffene Mikrotommesser verschiedener Art erhalten, aber nie ist es mir gelungen, mit denselben brauchbare Schnittbänder von 2 oder $3\ \mu$ Dicke zu bekommen.

Aus der botanischen Literatur geht auch hervor, daß von den meisten Forschern kaum je regelmäßig eine Schnittdicke unter $5\ \mu$ erreicht wird. Einer langen Reihe in den letzten Jahren veröffentlichter cytologischer Arbeiten liegt die Untersuchung von Mikrotomschnitten zugrunde und man darf annehmen, daß bei diesen Untersuchungen das Streben der Verfasser oft auf die Erzielung sehr dünner Schnitte gerichtet war. In vielen Fällen findet man auch die

¹⁾ M. Gottschau, Vorzüge und Nachteile verschiedener Mikrotome und ihrer Hilfsapparate. Ztschr. f. wiss. Mikr., I, 1884, S. 333, und: Erwiderung an die Herren J. Ost und Dr. A. Brass. Ibid., III, 1886, S. 17.

²⁾ A. Brass, Mitteilungen zur mikroskopischen Technik. Ztschr. f. wiss. Mikr., II, 1885, S. 305.

Dicke der Schnitte verzeichnet, welche in der großen Mehrzahl $5\ \mu$ oder auch mehr beträgt. In einzelnen findet man zwar 3—5 oder 3—6, oder 2—8 μ angegeben, aber das will ohne Zweifel nur sagen, daß man gelegentlich einzelne dünnere Schnitte erhielt, denn wenn die Autoren regelmäßig Schnittbänder von 2 oder 3 μ Dicke benutzt hätten, so würden sie wissen, daß dieses keine geringe Leistung ist, und sicher einiges über die Methode der Herstellung mitteilen.

An anderen Stellen¹⁾ habe ich diese Methode ausführlich besprochen²⁾ und spätere Erfahrungen haben meine daselbst erörterten Ansichten nur bestätigt. Es ist hier nicht der Ort, weiter auf die Methode selbst einzugehen; nur möchte ich hier darauf hinweisen, daß sie eine zwar nicht zeitraubende, sondern sehr sorgfältige und oft wiederholte Arbeit verlangt, so daß der Forscher, welcher so dünne Schnittserien herstellen will, wohl immer gezwungen sein wird, das Abziehen der Messer selbst zu besorgen, statt es anderen zu überlassen. Während der letzten Jahre haben verschiedene jüngere Botaniker sich im Groninger Laboratorium mit der Anfertigung so dünner Bänder beschäftigt und dabei hat sich gezeigt, daß, während einige das Schleifen auf Glas mit Eisenoxyd oder Diamantine sehr leicht und schnell erlernten, es für andere eine sehr schwierige Aufgabe war, welche sie gewiß aufgegeben hätten, wenn sie sich selbst überlassen worden wären. Aber bisher habe ich noch keine gesehen, welche nicht gelernt hätten, regelmäßig und ohne Fehlschlagen Bänder bis zur Dicke von 2 μ hinab herzustellen.

Nur so wird es möglich, für bestimmte, zumal cytologische Untersuchungen, die Methode der Paraffineinbettung voll auszunützen.

Die Methode der mikroskopischen Präparate zweiter Ordnung. Als Präparate zweiter Ordnung werde ich hier solche Präparate bezeichnen, welche man erhält, wenn man gewöhnliche mikroskopische Präparate abermals in bestimmter Richtung in äußerst dünne Schnitte zerlegt.

Bei der gewöhnlichen mikroskopischen Untersuchung des inneren Baues der Pflanzen geht man aus von Pflanzenteilen, deren Gestalt man genau kennt, weil sie mit dem bloßen Auge sichtbar sind, während man nötigenfalls vor der mikroskopischen Untersuchung auch

¹⁾ J. W. Moll, *Het slijpen van microtoommesen*. Dodonaea, III, 1891, S. 541. J. W. Moll, *Das Mikrotom* Reinhold-Giltay. Zeitschr. f. wiss. Mikr., IX, 1892, S. 455.

²⁾ Es sei mir gestattet, hier mitzuteilen, daß ich jetzt fast ausschließlich Eisenoxyd aus Ammoniumeisenensulfat anwende, weil spätere Erfahrungen mir gezeigt haben, daß die Bereitung des Eisenoxydes aus oxalsaurem Eisen zwar oft gut, aber in anderen Fällen durch unbekannte Ursachen nicht gelingt. Die Diamantine war es mir in späteren Jahren leider nicht mehr möglich, in derselben Qualität zu bekommen. Die Fabrik, welche dieselbe lieferte, besteht nicht mehr.

Zeichnungen von denselben anfertigen kann. Man stellt weiter fest, in welchen bestimmten Richtungen man Schnitte anfertigen will, welche versprechen, den inneren Bau des Organs genau kennen zu lernen. Wenn es nun möglich wäre, dasselbe Verfahren auch bei für das bloße Auge nicht oder kaum sichtbaren Zellen oder selbst Teilen derselben anzuwenden, so könnte man für die Kenntnis der inneren Struktur derselben von einer solchen Methode wichtige Aufschlüsse erwarten.

Es will das aber sagen, daß es möglich sein müßte, mikroskopische Präparate vorher mit den gewöhnlichen Hilfsmitteln mikroskopisch zu untersuchen, darauf festzustellen, in welcher Richtung Schnitte wahrscheinlich den meisten Vorteil liefern würden, und dann die Präparate in Schnitte zu zerlegen, dünn und zahlreich genug, um hoffen zu dürfen, daß sie etwas über das innere Gefüge des Objektes lehren könnten.

Man meine nicht, daß es genügen würde, nur sehr dünne Schnitte aus ganzen Organen anzufertigen, so dünn, daß jede Zelle oder z. B. jeder Zellkern in eine genügende Anzahl von Schnitten aufgelöst wird. Bei einigermaßen komplizierten Strukturen, wie sie z. B. bei Kern- und Zellteilungsvorgängen sich zeigen, kommt man mit solchen aufs Geratewohl geschnittenen Präparaten ebensowenig zum Ziel, als wenn man z. B. von Blättern, Stengeln oder Blüten Schnitte anfertigen würde in alle möglichen nicht näher bestimmten Richtungen, ohne Zusammenhang mit der äußeren Form und der gröberen inneren Struktur derselben.

Im Jahre 1890 beschrieb ich eine Methode, welche zur Herstellung solcher Präparate zweiter Ordnung führt.¹⁾ Die vorhergehende mikroskopische Untersuchung der Präparate erster Ordnung, deren weitere Analyse man beabsichtigt, findet statt, nachdem dieselben in eine dünne Celloidinschicht eingebettet sind. Man fertigt sich dann die nötigen Zeichnungen an und stellt die Richtung fest, in welcher die Schnitte geführt werden sollen. Diese Richtung wird nun durch Beschneiden der Celloidinplatte so bezeichnet, daß sie für das bloße Auge sichtbar ist. Wird dann die inzwischen gefärbte Celloidinplatte mit dem Präparat in Paraffin eingebettet, so ist es ein leichtes, eine genau in der vorher bestimmten Richtung geführte Schnittserie zu bekommen.

In einigen Fällen, z. B. bei *Spirogyra*-Arten, welche eine Dicke von etwa 150 μ haben, brauchen die Schnitte nun nicht einmal sehr dünn zu sein. Denn wenn man einen solchen Faden in Längsschnitte

¹⁾ J. W. Moll, Doorsneden van celkernen en kerndeelingsfiguren. Bot. Jaarb. Dodonaea, II, 1890, S. 325, mit Résumé en langue française. Derselbe, Observations on Karyokinesis in *Spirogyra*. Verh. Kon. Ak. v. Wet. Amsterdam, II, S. I, No. 9, S. 9.

von 5 μ Dicke zerlegt, so bekommt man 30 Schnitte aus jeder Zelle und das genügt vollkommen, um eine Einsicht in die inneren Verhältnisse der Zelle und des Kerns zu erzielen.¹⁾ In anderen Fällen sind dünnere Schnitte notwendig und wir haben oben gesehen, daß es sehr gut möglich ist, vollständige Serien zu bekommen, welche nicht dicker sind als 2 μ . Das will also sagen, daß man einen Kern aus dem Embryosacke von *Fritillaria* oder aus der Epidermis der Zwiebel- schuppe von *Allium Cepa* in etwa 10 Längs- und 15 Querschnitte zerlegen kann, und die Erfahrung hat gelehrt²⁾, daß man so eine gute Einsicht in die inneren Verhältnisse bekommen kann.

Diese Methode, welche als eine intensivere Anwendung der Paraffineinbettung betrachtet werden muß, kann, wie ich meine, neben der noch zu besprechenden Lösungsmethode v. Wisselingh's, für cytologische Fragen sowohl den Bau der Protoplasmagebilde, wie auch den der Zellmembran betreffend, künftig noch einigen Nutzen gewähren, weil sie bis jetzt nur eine beschränkte Anwendung gefunden hat. Zwar hat man, wie ich schon mitteilte, in den letzten Jahren vielfach mit Hilfe von Paraffinbändern Untersuchungen, zumal über den Zellkern, angestellt, und dabei auch gelegentlich Kerne in einzelne Schnitte zerlegt, aber wie ich oben hervorhob, waren die Schnitte im allgemeinen zu dick, um eine mehr eingehende Analyse des inneren Baues der Kerne zuzulassen. Es war denn auch fast immer mehr die Absicht der betreffenden Verfasser, eine Fülle von Präparaten zu bekommen, welche dann nach der gewöhnlichen Methode im gefärbten Zustand mikroskopisch untersucht wurden. Eine vorhergehende mikroskopische Untersuchung von Präparaten erster Ordnung und Wahl der Schnittrichtung fanden ebensowenig statt wie eine Zerlegung in Serien wirklich dünner Schnitte.

Die Celloidineinbettung.

Diese Methode wurde nach Helbing³⁾ 1879 von Duval gefunden, verdankt aber Schiefferdecker erst seit 1882 ihre allgemeinere Verbreitung. In dem Leitfaden der botanischen Mikroskopie von W. Behrens findet man 1890 dieselbe für botanische Zwecke empfohlen. Über diese Methode kann ich mich nach dem schon Mitgeteilten kurz fassen, auch weil sie in der Botanik keine so große Bedeutung hat wie in der tierischen Histologie. Pflanzenteile, in Alkohol gehärtet oder selbst lebend, besitzen, wie wir sahen, oft eine

¹⁾ Man vergleiche z. B. Pl. I, Fig. 15—18, und Pl. II, Fig. 42, der citierten Arbeit über *Spirogyra*.

²⁾ Man vergleiche z. B. auch B. Sijpkens, Die Kernteilung bei *Fritillaria imperialis*. Rec. d. travaux. bot. Neerl., I, 1904, S. 160.

³⁾ Enzyklopädie der mikroskopischen Technik, I, S. 105.

solche Konsistenz, daß sie sich, auch ohne Einbettung mit dem Mikrotom schneiden lassen. Und für feinere Untersuchungen wird man immer die Paraffineinbettung vorziehen, weil sich mit Celloidin nicht so dünne Schnitte anfertigen lassen.

Ein Vorteil des Celloidins ist es aber unbestreitbar, daß die Einbettung, zumal größerer Objekte, bequemer stattfindet, und so wird man, wo es sich z. B. um Stellungsverhältnisse von Blättern oder Blütenteilen handelt und es nur darauf ankommt, daß die durch den Schnitt losgetrennten Organe ihre ursprüngliche Stellung genau beibehalten, oft zur Celloidineinbettung greifen.

Noch ist zu betonen, daß nach sorgfältigen Untersuchungen¹⁾ Celloidin nicht durch unverletzte Zellmembrane ins Innere der Pflanzenzelle eindringt. Das kann auch nicht wundern, wenn man bedenkt, daß die Celloidinmoleküle eine beträchtliche Größe haben müssen. Dadurch aber wird selbstverständlich der Wert des Verfahrens, der Paraffineinbettung gegenüber, beeinträchtigt. Interessant ist es aber, daß die Celloidinlösung auch durch die kleinsten Öffnungen sehr leicht in die Gewebe eindringt, so daß es z. B. sehr gut gelingt, auch die feinsten Interzellularräume mit Celloidin zu füllen. Wenn man dazu eine gefärbte Celloidinlösung benutzt oder die Präparate nachher mit einem Farbstoff, wie Gentianaviolett, der von Celloidin begierig aufgenommen wird, färbt, so bekommt man Bilder, welche für das Studium der Gestalt und Verbreitung der Interzellularräume von hervorragendem Nutzen sind. Es sei darum die Aufmerksamkeit der Botaniker auf diese Tatsache gelenkt.

B. Die spezifisch botanischen Methoden.

§ 8. Die plasmolytische Methode von de Vries.

Seitdem diese Methode im Jahre 1877 von Hugo de Vries²⁾ eingeführt wurde, hat man nach und nach ihre große Bedeutung in verschiedenen Richtungen anerkannt, und ist sie sozusagen Gemeingut geworden, nicht nur in der Botanik, sondern auch in anderen Wissenschaften. Sie ist bekanntlich der verschiedensten Anwendungen von großer Tragweite fähig. Es sei hier nur auf die von de Vries selbst angestellten Untersuchungen über die isotonischen Koeffizienten

¹⁾ J. W. Moll, *Observ. on Karyok. in Spyrogyra*. S. oben, S. 14. Spätere Erfahrungen haben das daselbst Mitgeteilte bestätigt.

²⁾ Hugo de Vries, *Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung*. Leipzig 1877.

und über das Molekulargewicht der Raffinose hingewiesen, auch auf die Bedeutung, welche die Methode in den Händen ihres Erfinders und anderer für das Studium der Wachstumserscheinungen gehabt hat, so wie sie auch die Erscheinung der sogenannten Aggregation des Protoplasmas dem Verständnisse näher geführt hat.

Aber ebenfalls als mikrotechnische Methode hat die Plasmolyse eine außerordentliche Bedeutung, und wenn sie auch gewiß auf diesem Gebiete in verschiedener Richtung ausgebeutet wurde, so scheint es mir doch, daß sie hier einer noch allgemeineren Anwendung verdient, als ihr bis jetzt zuteil gefallen. Zumal beim Studium des Baues der Protoplaste ist sie ein hervorragendes Hilfsmittel, weil durch die Lageänderungen, welche die Plasmolyse hervorruft, das gegenseitige Verhalten der verschiedenen Teile der lebenden Zelle oft sehr deutlich hervortritt, und es durch abnormale Plasmolyse gelingt, einzelne Teile lebend zu isolieren, während andere abgetötet werden.

Ich will nun die verschiedenen Anwendungen, welche die Plasmolyse in mikrotechnischer Richtung gefunden hat, kurz besprechen.

Allererst kann man mit ihrer Hilfe oft entscheiden, ob bestimmte Zellen lebend oder tot sind. Nur bei den ersteren findet Plasmolyse statt. In dieser Richtung wurde die Methode durch Lange¹⁾ benutzt bei Untersuchungen über den Inhalt der Holzelemente, auch durch Stracke²⁾ zur Lösung der Frage nach der Immunität der Pflanzen für ihr eigenes Gift.

Es gelang ferner de Vries³⁾ selbst zu zeigen, daß man durch abnormale Plasmolyse den äußeren Teil des Protoplasten zum Absterben bringen kann, während die Vakuolenwand oder der Tonoplast noch längere Zeit am Leben bleibt. Man mag nun den Tonoplast als ein Organ der Zelle betrachten oder auch als eine Niederschlagsmembran, gleich wichtig bleibt es, eine Methode zu besitzen, welche es ermöglicht, bestimmte Teile des Protoplasten zu isolieren und so der Beobachtung und den Versuchen besser zugänglich zu machen.

Übrigens hat, wie bekannt, diese Isolierung der Vakuolen in mehrere Richtungen Anwendung gefunden. Went⁴⁾ gelang es so in vielen Fällen den Beweis zu liefern, daß kleine Vakuolen vor-

¹⁾ Th. Lange, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Gefäße und Tracheiden. Flora, 1891, S. 52.

²⁾ G. J. Stracke, Onderzoekingen over de immuniteit van hoogere planten voor haar eigen vergift. Inaug.-Diss. Amsterdam 1904.

³⁾ Hugo de Vries, Plasmolytische Studien über die Wand der Vakuolen. Pringsh. Jahrb., XVI, 1885, S. 465.

⁴⁾ F. A. F. C. Went, Die Vermehrung der normalen Vakuolen durch Teilung. Pringsh. Jahrb., XIX, 1888, S. 295. Derselbe, Die Entstehung der Vakuolen in den Fortpflanzungszellen der Algen. Ibid., XXI, 1890, S. 299.

kommen, wo man sie früher nicht vermutet hatte, zumal in Meristemzellen, in denen er ihr Vorkommen auch an fixierten Präparaten bestätigen konnte. Auch hier können wir ganz von den an diesen Gegenstand geknüpften Folgerungen absehen, aber in mikrotechnischer Hinsicht ist es sehr wichtig, daß wir in der plasmolytischen Methode ein ausgezeichnetes Hilfsmittel besitzen, um den anatomischen Bau des lebenden Protoplasten besser kennen zu lernen. Ebenso ist die Plasmolyse für Went's Entdeckung des allgemeineren Vorkommens adventiver Vakuolen, welche sich durch ihren Inhalt von der Hauptvakuole unterscheiden, von großer Bedeutung. Bei der weiteren Untersuchung dieses noch viel versprechenden Gegenstandes wird voraussichtlich die Plasmolyse, normale wie abnormale, eine Hauptrolle spielen, denn die richtige Beurteilung dieser Gebilde wird meist erst nach ihrer Isolierung möglich, oder verlangt doch wenigstens eine Abhebung des wandständigen Protoplasmas von der Zellmembran.

Auch sei hier Wakker's¹⁾ Arbeit über die Aleuronkörner gedacht, in der es ihm, auch mit Hilfe der abnormalen Plasmolyse, gelang, das Wesen und die Entwicklung dieser Gebilde klarzulegen, indem er zeigte, daß hier eigentlich nur von mit Eiweiß gefüllten Vakuolen die Rede ist.

Auch für die Mikrochemie im oben besprochenen, beschränkten Sinne, als Methode um die Lokalisierung bestimmter Substanzen zu untersuchen, ist die Plasmolyse von außerordentlicher Bedeutung, und zwar auf einem Gebiete, wo die üblichen mikrochemischen Methoden den Untersucher nur allzuoft vollständig im Stich lassen, nämlich wo es sich um die Lokalisierung der Bestandteile innerhalb des Protoplasmaleibes handelt.

Wenn man durch abnormale Plasmolyse die Vakuolen isoliert, gelingt es oft ohne weiteres zu entscheiden, ob bestimmte Gebilde oder Substanzen sich in denselben oder im umgebenden Protoplasma befinden. Das ist z. B. mit gelösten Farbstoffen der Fall, und so konnte auch Wakker in der oben citierten Arbeit für viele Fälle den Beweis liefern, daß Oxalat- und Eiweißkristalle, sowie Globoide, sich in den Vakuolen bilden.

Und wenn man auf die so isolierten Vakuolen, während man sie unter dem Mikroskop beobachtet, Reagentien einwirken läßt, welche bestimmte Reaktionen hervorzurufen geeignet sind, so erhält die Methode einen mehr ausgesprochenen mikrochemischen Charakter. So zeigte de Vries, daß bei *Spirogyra nitida* der Gerbstoff in den Vakuolen enthalten ist²⁾, und durch eine geeignete Versuchsanordnung

¹⁾ J. H. Wakker, Studien über die Inhaltskörper der Pflanzenzelle. Pringsh. Jahrb., XIX, 1888, S. 423.

²⁾ de Vries, l. c., S. 575.

konnte er sogar den Beweis liefern, daß diese Substanz nicht in nachweisbarer Menge im umgebenden Protoplasma vorkommt.¹⁾

Ebenso hat Stal²⁾ mit dieser Methode die Frage nach dem Sitz der Alkaloide in den Epidermiszellen von *Conium maculatum* und den Haarzellen von *Nicotiana Tabacum* untersucht und festgestellt, daß diese sich in beiden Fällen in der Vakuole und wahrscheinlich nur in dieser vorfinden.

Es wird gewiß durch die hier citierten Beispiele die Leistungsfähigkeit der Methode auch für mikrochemische Untersuchungen dargestellt. Man muß sich nur darüber wundern, daß sie bis jetzt nicht in größerem Maßstabe angewandt wurde.

Zum Schlusse teile ich mit, daß van Wisselingh den Beweis geliefert hat, daß man auch in Fragen, die Kernteilung betreffend, die auf ein teilweises Absterben der Protoplaste hinielende abnormale Plasmolyse mit Frucht benutzen kann. Zugleich zeigte er, daß sich für solche Zwecke die Methode der teilweisen Abtötung sehr wesentlich erweitern läßt durch die Benutzung etwas mehr giftiger Lösungen, z. B. 1prozentiger Chloralhydrat- und $\frac{1}{5}$ - bis $\frac{1}{2}$ prozentiger Phenollösung. Es gelang v. Wisselingh so das Verhalten der Vakuole bei der Karyokinese von *Spirogyra* festzustellen, im Anschluß an die aus den Untersuchungen von de Vries hervorgegangenen Kenntnisse über die Wand derselben.

Aus dem Mitgeteilten geht zur Genüge hervor, welche große Bedeutung der plasmolytischen Methode für die botanische Mikrotechnik beigemessen werden muß, und daß sie in mehreren Richtungen Anwendung gefunden hat. Doch wird sie, wenn ich nicht irre, noch zu oft als eine Methode betrachtet, welche zwar in physiologischer und sogar physischer und chemischer Hinsicht sehr wichtig, aber für die mikroskopische Untersuchung nicht von so hervorragender Bedeutung ist. Daher glaube ich, daß sie sich bis jetzt auf diesem Gebiete noch nicht der sehr allgemeinen Anwendung erfreut, welcher sie meines Erachtens fähig und würdig ist.

§ 9. Die Erhitzungsmethode van Wisselingh's.

Diese Methode wurde von van Wisselingh begründet im Jahre 1888³⁾, als er beim Studium der Korkzellmembran anfang mikrosko-

¹⁾ Hugo de Vries, Over looistof-reactiën van *Spirogyra nitida*. Maandbl. v. Natuurwetensch., XII, 1885, S. 104.

²⁾ W. C. Stal, Over de localisatie der alkaloïden in de plantencel. Ned. Tijdschr. v. Pharmac. Chem. en Toxicologie, 1892.

³⁾ C. van Wisselingh, Sur la paroi des cellules subéreuses. Arch. Néerl., XXII. S. 14 des Sonderdruckes.

pische Präparate von Korkgeweben in Glyzerin bis auf 290°C zu erhitzen, und zeigte, daß durch diese Behandlung das Suberin aus den Membranen verschwindet. Erst 1892 beschrieb er in einer neuen Arbeit¹⁾ über die Korklamelle die Methode, zwar sehr kurz, aber doch in der Form, in welcher sie noch jetzt benutzt wird. Die Verbesserung der Methode bestand darin, daß jetzt die Präparate nicht in einem offenen Gefäße, sondern in zugeschmolzenen Glasröhrchen erhitzt wurden. Es sei mir erlaubt hier mitzuteilen, wie die Anwendung stattfindet. Man benutzt Glasröhrchen von etwa 6 cm Länge, bei einer Dicke von 6 bis 7 mm, welche an einem Ende zugeschmolzen sind. In diese Röhrchen bringt man mit Hilfe einer lang ausgezogenen Tropfpipette mit Gummihütchen die Flüssigkeit, in welcher die Präparate erhitzt werden sollen. van Wisselingh benutzte bei seinen Untersuchungen dazu Glyzerin, konzentrierte wässrige Kalilauge, eine Lösung von Kaliumhydroxyd in Glyzerin und auch destilliertes Wasser. Eine 1 bis 2 cm hohe Schicht der Flüssigkeit ist vollständig genügend. Nun bringt man die Präparate, vorzugsweise mit einer an der Spitze rechteckig gebogenen Nadel, in die Flüssigkeit, und schmilzt dann das offene Ende des Röhrchens zu.

Die so vorbereiteten Röhrchen werden in kleine cylinderförmige Behälter aus Kupferdrahtnetz gesteckt, an welche als Handhaben dienende Kupferdrähte gelötet sind. So werden die Röhrchen in ein kupfernes Ölbad gesenkt, das mit Oliven- oder Leinöl gefüllt ist, in welchem sich auch die Kugel eines Thermometers befindet. Die Erhitzung findet durch eine gewöhnliche Bunsen'sche Lampe, und zwar unter dem Abzuge statt; in vielen Fällen dauert sie nur so lange, bis eine bestimmte Temperatur erreicht ist, und wird dann sogleich abgebrochen, in anderen wird eine gewisse Temperatur während kürzerer oder längerer Zeit beibehalten. Sobald das Röhrchen abgekühlt ist, wird es geöffnet, indem man den oberen Teil knapp über dem Niveau der Flüssigkeit abschneidet. Die Präparate, welche oft sehr fein sein können, werden nun in Uhrgläser übergeführt, indem man entweder das Röhrchen bis zum Rande mit Flüssigkeit füllt und es dann in ein mit Flüssigkeit gefülltes Uhrglas umkehrt, so daß die Präparate von selbst nach unten sinken, oder auch man spritzt mit Hilfe der oben schon erwähnten, lang und dünn ausgezogenen Tropfpipette Flüssigkeit in den unteren Teil des Röhrchens, so daß die Präparate über den Rand geschwemmt werden und in einem Uhrglase gesammelt werden können.

Die Temperatur, bis zu welcher van Wisselingh erhitze, war sehr verschieden; in Glyzerin wurde sie bis über 300°C getrieben.

¹⁾ C. van Wisselingh, Over de Korklamel en het Suberine. Verh. d. Kon. Ak. v. Wet. te Amsterdam, 2. Sect., I, No. 1, 1892.

Die Methode kann zu sehr verschiedenen Zwecken angewandt werden, und zwar sowohl bei Untersuchungen über den Bau der Zellmembran wie auch bei solchen über die Karyokinese. Man kann mit Hilfe derselben einfach weniger resistente Teile des Protoplasmas lösen, oder auch die Spaltung bestimmter Bestandteile der Zellmembran herbeiführen, es sei dann, daß man auf diese Weise dieselben löslich macht und sie entfernt, oder auch, daß man sie in eine Form überführt, in welcher sie der Beobachtung besser zugänglich gemacht werden können.

Die wichtigen Resultate, welche van Wisselingh mit Hilfe seiner Methode erzielt hat, kann ich hier nur kurz andeuten. Suberin und Pektinstoffe können durch dieses Verfahren der Zellmembran entzogen werden, und es wurde so der endgültige Beweis geliefert, daß die Korklamelle der Korkzelle keine Cellulose enthält. Gilson's interessante Resultate über das Wesen des Suberins fanden ihre mikrochemische Bestätigung. Auch die kutikularisierten Teile der Zellmembrane wurden auf dieselbe Weise untersucht¹⁾, wobei ein wichtiger Unterschied zwischen Chitin und Suberin zutage gefördert wurde. Bei der Untersuchung der inneren Bekleidung der Vittae²⁾ leistete die Methode ebenfalls gute Dienste.

Hochwichtig ist die mit Hilfe derselben möglich gewordene Entdeckung einer mikrochemischen Reaktion auf Chitin³⁾, wobei, anschließend an die Beobachtungen Gilson's, das Chitin, durch Erhitzung mit Kalilauge, in Mycosin übergeführt wird, welches sich mit Jodlösung und einer Spur Schwefelsäure violett färbt. In derselben Abhandlung wurde gezeigt, wie die Methode es erlaubt, sozusagen reine Celluloseskelette der Zellmembranen zu isolieren.

Auch bei der Untersuchung des Kerngerüsts von *Fritillaria* und *Leucojum*⁴⁾ wurde die Methode, neben anderen, mit Vorteil angewandt.

Es kann nicht wundern, daß eine so vielseitig anwendbare und vortreffliche Methode bei Richter⁵⁾ in seiner schon citierten Darstellung der neueren Mikrochemie gebührende Anerkennung findet. Aber dennoch ist es eine Tatsache, daß die Methode zwar in einigen Fällen von einzelnen Forschern benutzt wurde, nicht aber die ihr

¹⁾ C. van Wisselingh, Sur la cuticularisation et la cutine. Arch. Néerl., XXVIII, S. 373 und Verh. Kon. Ak. v. Wet. Amsterdam, 2. Sect., III, No. 8, 1894.

²⁾ C. van Wisselingh, Sur les bandelettes des Ombellifères (Contribution à l'étude de la paroi cellulaire). Arch. Néerl., XXIX, S. 199 und Verh. d. Kon. Ak. v. Wet. Amsterdam, 2. Sect., IV, No. 1, 1894.

³⁾ C. van Wisselingh, Mikrochemische Untersuchungen über die Zellwände der Fungi. Pringsh. Jahrb., XXXI, 1898, S. 619.

⁴⁾ C. van Wisselingh, Über das Kerngerüst. Zweiter Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese. Bot. Ztg., LVII, 1899, S. 155.

⁵⁾ Richter, l. c., S. 370 und 376.

zukommende Stelle in der botanischen Mikrotechnik eingenommen hat. Ohne Zweifel wird man nach und nach ihre hohe Bedeutung einsehen und darf man erwarten, daß mit ihrer Hilfe bei den sehr zahlreichen Modifikationen, für welche sie Raum läßt, auf sehr verschiedenem Gebiet interessante Resultate sich erhalten werden lassen.

§ 10. Die Lösungsmethode van Wisselingh's.

Strasburger¹⁾ beschrieb schon 1888 Beobachtungen, welche er an mit Alkohol fixierten Pollenmutterzellen von *Lilium bulbiferum* anstellte, während er auf dieselben Eau de Javelle einwirken ließ. Cytoplasma, Kernwandung und Kernkörperchen wurden alsbald gelöst, und wenn er nun die Einwirkung des Reagens sistierte, konnte er die Fäden des Knäuels mit Bismarckbraun tingieren und im teilweise oder ganz isolierten Zustande beobachten, wie es in gewöhnlichen gefärbten und aufgehellten Präparaten gar nicht möglich war. Es gelang ihm so, zu zeigen, daß im Knäuelstadium der Tochterkerne die Segmente nicht zu einem einzigen Faden verschmelzen, sondern sich getrennt in der ursprünglichen Zwölfzahl nachweisen lassen.

Die Methode wurde auch so abgeändert, daß die Präparate vorher mit Methylenblau gefärbt wurden. Die tingierten Teile behielten diese Färbung so lange, als sie nicht gelöst wurden.

In der Hauptsache nach demselben Prinzip hat später van Wisselingh eine Methode ausgearbeitet, welche einer viel allgemeineren Anwendung fähig ist. Sie bezweckt also die Analyse mikroskopischer Strukturen mit Hilfe chemischer Reagentien, welche eine lösende Wirkung ausüben, und setzt voraus, daß die Präparate vorher so gehärtet sind, daß Quellungen ausgeschlossen werden und nur Lösung verschieden resistenter Teile nacheinander stattfindet. Die Methode ist also, ihren Zwecken nach, keineswegs eine chemische, sondern eine morphologische.

Van Wisselingh hat seine Methode im Jahre 1897 veröffentlicht.²⁾ Sie besteht darin, daß man Material, welches vorher längere Zeit in starker Flemming'scher Mischung gehärtet wurde, der lösenden Wirkung einer starken, etwa 50prozentigen Chromsäurelösung aussetzt. Während der Einwirkung verfolgt man fortwährend den Zerfall der Präparate unter dem Mikroskop und beobachtet, wie die verschiedenen Bestandteile derselben nach und nach gelöst werden.

¹⁾ E. Strasburger, Histologische Beiträge. I. Über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreiche. Jena 1888, S. 36.

²⁾ C. van Wisselingh, Over den nucleolus van *Spirogyra*. Versl. Kon. Ak. v. Wet. Amsterdam, VI, S. 303, bald darauf Derselbe, Über den Nucleolus von *Spirogyra*. Ein Beitrag zur Kenntniss der Karyokinese. Bot. Ztg., LVI, 1898, S. 195.

Verschieden widerstandsfähige Teile werden so nacheinander deutlich sichtbar. Durch verschiedene Konzentrationen der Chromsäure kann man nach Umständen eine mehr oder weniger kräftige Einwirkung erzielen und dieselbe beschleunigen oder verlangsamen. Nach Wunsch kann man die Einwirkung des Lösungsmittels einstellen, indem man es mit destilliertem Wasser auswäscht. Die so erzielten Präparate kann man nachher färben, ja selbst als Dauerpräparate aufbewahren.

Die Methode läßt sich sowohl beim Studium des Protoplasten wie bei dem der Zellmembran anwenden und hat sich auf beiden Gebieten glänzend bewährt.

Van Wisselingh hat, mit Hilfe derselben, die Kernteilung verschiedener *Spirogyra*-Arten sehr ausführlich untersucht¹⁾ und weiter denselben Vorgang bei *Fritillaria* und *Leucojum*.²⁾ Es gelang ihm so, viele Tatsachen, welche auf anderem Wege schon gefunden waren, durch eine neue Methode zu bestätigen, eine Leistung, welche man in der Wissenschaft immer freudig begrüßen muß. Aber auch eine Fülle neuer Tatsachen von großer Wichtigkeit wurde durch die neue Methode zutage gefördert, z. B. das Verhalten der Nucleolusfädchen und die Kernteilung ohne Segmentbildung bei *Spirogyra*, die bessere Kenntnis vieler früher als amitotische Teilungen betrachteten Vorgänge usw. Es ist hier aber nicht der Ort, um über diese Tatsachen ausführlich zu berichten oder ihre Bedeutung klarzulegen.

In jüngster Zeit hat van Wisselingh die Methode auch bei der Untersuchung einer *Oedogonium*-Art benutzt und mit Hilfe derselben nicht nur die Kerne, sondern auch die bei dieser Alge so höchst interessanten Wandbildungen untersucht. Die Resultate dieser Arbeit, welche auch das Verhalten des eigentümlichen Zellringes vollständig klarlegt, werden demnächst in zwei gesonderte Abhandlungen veröffentlicht werden. Hier teile ich mit Erlaubnis des Verfassers mit, daß es ihm gelang auf diesem Wege die Zahl der Chromosomen bei der untersuchten *Oedogonium*-Art zu bestimmen und zwar auf 19, was sicher in theoretischer Hinsicht eine sehr bemerkenswerte Tatsache ist. Die Bestimmung der Chromosomenzahl ist eine ebenso interessante wie schwierige Sache, wie z. B. aus den schwankenden in letzter Zeit publizierten Resultaten über die Zahl der Chromosomen bei *Oenothera* hervorgeht. Ich glaube, daß es, wo nicht wie bei *Spirogyra* die Chromosomen in einer ebenen Fläche liegen, immer eine mißliche Sache bleiben wird, ihre Zahl mit Sicherheit, und dar-

¹⁾ Außer der schon citierten Arbeit in Bot. Ztg., 1898, noch: Über Kernteilung bei *Spirogyra*. 3. Beitrag. Flora, LXXXVII, 1900, S. 355; Untersuchungen über *Spirogyra*. 4. Beitrag. Bot. Ztg., LX, 1902, 1. Abt., S. 115; und Über abnormale Kernteilung. 5. Beitrag. Bot. Ztg., LXI, 1903, 1. Abt., S. 201.

²⁾ C. van Wisselingh, Über das Kerngerüst. 2. Beitrag. Bot. Ztg., LVII, 1899, 1. Abt., S. 155.

auf kommt es hier doch an, durch einfache Zählung an Schnittpräparaten zu bestimmen. Die Methode van Wisselingh's verspricht hier, wie auch schon aus der oben zitierten Erfahrung Strasburger's hervorgeht, die besten Resultate zu geben, und es sei deshalb hier auch in dieser Beziehung die Aufmerksamkeit der Botaniker auf sie gelenkt.

Leicht in der Handhabung ist die Methode eben nicht; sie verlangt viel von der Geduld und der Ausdauer des Beobachters, aber ohne Zweifel wird sie in den Händen geschickter Forscher künftig sehr viel, zumal zur Vertiefung unserer Kenntnis cytologischer Tatsachen beitragen können.

Vorläufig aber erfreut sie sich noch keineswegs eines regen Interesses von seiten der Botaniker.

Der einzige, der meines Wissens wenigstens einen Versuch gemacht hat die Methode anzuwenden, ist Berghs¹⁾, und sein Urteil über dieselbe wäre, wenn man demselben einigen Wert beimessen könnte, vernichtend. Er sagt: „La méthode employée par le savant hollandais est plutôt faite pour étudier la nature chimique des différentes substances du noyau et de la cellule. Encore est-il difficile d'apprécier la garantie d'exactitude de semblable méthode: en effet nous constatons bien la dissolution qui se fait, mais non pas les réactions préalables qui peuvent la précéder“²⁾, und weiter: „nous croyons que la méthode de van Wisselingh n'est pas faite pour étudier la morphologie du noyau.“³⁾

Die Tatsache aber, auf welche dieses Urteil Berghs' sich stützt, ist nur diese, daß er die Chromsäuremethode angewandt hat bei einzelnen ruhenden Kernen seines Materials von *Spirogyra nitida* und nicht bestätigen kann, was van Wisselingh an seinem Material von *Spirogyra crassa* gefunden hat. Das kann aber nicht wundernehmen, wenn man auch nur oberflächlich die Beschreibungen und Zeichnungen Berghs' mit denselben van Wisselingh's und auch den meinigen vergleicht, welche letztere sich beide auf dasselbe Material von *Spirogyra crassa* beziehen. Man wird dann sogleich einsehen, daß es sich um die Beschreibung sehr verschiedener Vorgänge handelt und daß unsere *Spirogyra crassa* sich in mancher Hinsicht anders verhält als die Pflanze von Berghs, so daß es gar nicht befremdet, wenn dieser auch im ruhenden Kern die Beobachtung van Wisselingh's nicht bestätigen kann. Berghs aber geht aus von der vorgefaßten und nach den sonstigen Befunden van Wisselingh's sehr unwahr-

¹⁾ J. Berghs, Le Noyau et la Cinèse chez le *Spirogyra*. La Cellule, XXIII, 1906. S. 55.

²⁾ l. c., S. 76.

³⁾ l. c., S. 78.

scheinlichen Meinung, daß die Karyokinese in allen Spirogyren genau nach demselben Schema stattfindet und daher ist es nur natürlich, daß er die Richtigkeit der Beobachtungen anderer, welche mit den seinigen nicht übereinstimmen, bezweifelt und die benutzte Methode für unrichtig hält. Übrigens war ich selbst in der Lage die Beobachtung von Wisselingh's an dem von ihm gebrauchten Material zu bestätigen.

Weiter ist es mir aus mündlichen Mitteilungen bekannt, daß es viele ältere wie jüngere Botaniker gibt, welche die hier besprochene Methode als unbrauchbar betrachten. Stichhaltige Gründe für eine solche Meinung habe ich nicht gehört, vielmehr glaube ich, daß sie auf Mißverständnissen beruht. Allererst ist die Meinung sehr verbreitet, daß die Methode im Grunde eine chemische sei, und daher zu morphologischen Untersuchungen nicht taue. Wir begegneten diese Meinung schon in dem oben citierten Urteil von Berghs und auch Richter¹⁾ meint, man müsse die Methode eigentlich als eine Nukleinreaktion betrachten. Andere schütteln den Kopf über die Anwendung eines so eingreifenden Mittels wie 50 prozentige Chromsäure auf so zarte und winzige Strukturen als uns in den Kernteilungsfiguren vorliegen, wenn sie auch täglich das Flemming'sche Gemisch auf das lebende Protoplasma einwirken lassen. Sie meinen vielleicht, daß sich von der Lösungsmethode ebensowenig etwas erwarten läßt als z. B. von einer Elementaranalyse des lebenden Protoplasten, gesetzt, daß diese ausführbar wäre. Oder sie meinen, daß die Methode sich vergleichen läßt mit derjenigen eines Chemikers, welcher beim Studium der Konstitution einer verwickelten Verbindung anfangen würde, dieselbe durch die Einwirkung tief eingreifender Reagentien ihres Charakters zu berauben.

Man kann solche Bedenken vielleicht verstehen, aber in Wirklichkeit liegt die Sache doch so nicht. Die Methode ist eine morphologische, sie verwüstet zwar teilweise und schließlich ganz das Objekt der Beobachtung, aber so, daß man während des Auseinanderfallens die innere Struktur desselben beobachten kann. Ein Bild wird es verdeutlichen. Man denke sich ein Dorf aus einigen Häusern bestehend und ein denkendes Wesen, welches aber nichts von der Bedeutung und der Einrichtung dieser Gebilde, die man Häuser nennt, verstünde. Ihm wäre die Aufgabe gestellt zu untersuchen, was diese Häuser eigentlich seien, aber unter der Bedingung, daß er weder das Dorf oder die Häuser betreten, noch bei Menschen sich über den Gegenstand seiner Untersuchung erkundigen dürfte. Es wäre ihm aber erlaubt, die Häuser anzünden zu lassen, und er hätte es in der Hand, die Verheerung durch das Feuer langsamer oder

¹⁾ Richter, l. c., S. 249.

schneller vonstatten gehen zu lassen und das Feuer in jedem Stadium zu löschen. Ich glaube dieses denkende Wesen würde so eine in unseren Augen zwar grobe, aber sehr wirksame Methode besitzen, um das Wesen und die innere Einrichtung der Häuser in mancher Beziehung kennen zu lernen. Ich meine auch, daß man den hier geschilderten Fall sehr gut mit der Methode van Wisselingh's vergleichen kann. Zugleich geht hieraus hervor, daß diese Methode mehr leisten kann, um das innere Gefüge verschiedener Gebilde kennen zu lernen als die gewöhnliche Methode der Tingierung und Aufhellung. Nur die Methode der Präparate zweiter Ordnung kommt ihr in dieser Richtung gleich und beide sind sehr geeignet, sich gegenseitig zu ergänzen.

Wieder andere meinen, daß die Methode nur Differenzierungen nachweist, welche eben durch Quellung bei der Lösung der Teile entstanden sind. Es sei darum hier nochmals hervorgehoben, daß man nur stark gehärtetes Material benutzt, auf welches das Flemming'sche Gemisch längere Zeit eingewirkt hat, so lange, daß bei der Lösung in Chromsäure jede Quellung vollständig ausgeschlossen ist. Wo eine solche auftritt, ist eben das Material nicht richtig vorbereitet. Das tote und gehärtete Protoplasma verhält sich dem Lösungsmittel gegenüber wie eine Zellmembran, und die Botaniker haben bei der Untersuchung der Membrane stets anstandslos Schwefelsäure, Chromsäure und andere stark wirkende Reagentien angewandt.

Ich meinte, daß es nützlich sein könnte, hier etwas weiter auszuholen, um zu zeigen, daß es in der Tat Mißverständnisse sind, welche der allgemeinen Verbreitung im Wege stehen, einer sehr schönen und leistungsfähigen Methode, welche nicht nur zur Kontrolle von mittels anderer Methoden festgestellten Tatsachen außerordentlichen Wert hat, sondern auch in den Händen ihres Erfinders schon eine Fülle neuer und beachtenswerter Tatsachen ergab.

§ 11. Die Methode Gerassimoff's und die Centrifugalmethode.

Zum Schlusse will ich hier noch zwei neuere Methoden erwähnen, welche in einem gewissen Sinne zwar mehr als physiologische und weniger mikrotechnische gelten können, aber doch voraussichtlich imstande sein werden, auch über die Morphologie der pflanzlichen Zelle wichtige Aufschlüsse zu geben, ja solche zum Teil auch schon gegeben haben.

Die erste, welche ich kurz besprechen will, ist die Methode Gerassimoff's¹⁾, um durch Einwirkung niedriger Temperaturen

¹⁾ J. J. Gerassimoff, Über die kernlosen Zellen bei einigen *Conjugaten*.

und Anästhetika, wie Chloralhydrat, Äther und Chloroform die Kern- und Zellteilung bei *Spirogyra*-Fäden zu beeinflussen, so daß man z. B. kernlose und mehrkernige Zellen bekommt. Die Methode wurde in erster Linie von Gerassimoff¹⁾ selbst vielfach benutzt. Verschiedene andere Forscher, z. B. Pfeffer, Nathansohn, Blazek, Schrammen, v. Wisselingh²⁾, Němec³⁾ haben dieselbe teilweise in etwas abgeänderter Form und bei verschiedenen, auch höheren Pflanzen angewandt. Sie hat schon in mancher Hinsicht interessante Resultate ergeben und verspricht noch auf wichtige Fragen, den Bau und die Funktionen der Teile des lebenden Protoplasten betreffend, die Antwort zu geben.

Eine zweite, bis jetzt viel weniger benutzte, aber ebenfalls sehr viel versprechende Methode ist die Anwendung der Centrifugalkraft. Die auf Pfeffer's⁴⁾ Veranlassung unternommenen interessanten Untersuchungen von Mottier und Andrews und die Untersuchung Mieh'e's haben ergeben, daß man durch Centrifugieren, ohne das Leben zu schaden, sehr bedeutende Lageveränderungen verschiedener Teile des lebenden Protoplasmas hervorrufen kann. Aufschlüsse über das relative spezifische Gewicht verschiedener Zellbestandteile sind daraus schon hervorgegangen.

Zusammenfassung.

Wenn ich es versuche, die Fortschritte der Mikrotechnik seit 1870 kurz zu kennzeichnen, so wird allererst festgestellt werden können, daß dieser Teil der Wissenschaft, auf einem vor 1870 in den verschiedensten Richtungen von den älteren Forschern gut vorbereiteten Boden wachsend, sich in den verflossenen 40 Jahren außerordentlich entwickelt hat. Die Folgen dieser Entwicklung sind für die Botanik von der größten Bedeutung gewesen.

Im einzelnen findet man fast überall zahlreiche kleinere und größere Verbesserungen, so daß der Mikroskopiker heute nicht nur

Bull. d. l. soc. d. naturalistes de Moscou, 1892, S. 109. Derselbe, Über ein Verfahren, kernlose Zellen zu erhalten (Zur Physiologie der Zelle). Ibid., 1896.

¹⁾ Bull. d. l. Soc. d. Natur. de Moscou, 1899, 1901 und 1904. Ztschr. f. allg. Physiol., I, 1902. Beihefte z. Bot. Centralbl., XVIII, 1904, S. 45.

²⁾ cf. van Wisselingh, Über abnormale Kernteilung, Bot. Ztg., 1903, woselbst die ältere Literatur zusammengestellt ist.

³⁾ B. Němec, Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. Pringsh. Jahrb., XXXIII, 1904, S. 645.

⁴⁾ W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., II, S. 788.

leichtere Arbeit hat, sondern auch bessere Resultate erhalten kann, als man um das Jahr 1870 nur geträumt hätte. Auch in bestimmten allgemeineren Richtungen hat dasselbe stattgefunden: die Leistungsfähigkeit der Mikrochemie ist sehr viel größer geworden und die Schwesterwissenschaften haben die botanische Mikrotechnik um äußerst wichtige Methoden bereichert. Flemming's Name sei hier noch einmal genannt, weil seine Untersuchungen auf letztgenanntem Gebiete die am meisten grundlegenden waren. Unter den neueren Methoden, welche mehr speziell botanischen Untersuchungen ihre Ausarbeitung verdanken, muß man hier ihrer allgemeinen und grundlegenden Bedeutung wegen, wie ich meine, in erster Linie nennen: Engelmann's Bakterienmethode und die mit dieser verknüpften spektrometrischen Methoden desselben Forschers, Hugo de Vries' plasmolytische Methode und van Wisselingh's Erhitzungs- und Lösungsmethoden.

Zum Schlusse sei es mir erlaubt, hier noch eine Angelegenheit zu berühren, nicht ganz ohne Bedeutung für diejenigen, welche sich mit mikrotechnischen Fragen in methodologischer Richtung befassen. Es betrifft die Frage der Veröffentlichung mikrotechnischer Methoden.

Einerseits ist hier ein Zuviel zu verzeichnen. Bolles Lee schrieb 1893 in dem Vorwort zur 3. Auflage seines Vademekums das Nachfolgende: "The progress that has been made during the last three years is certainly gratifying, but I must once more complain of the mischief that is done by the method-mongers. The reckless publication of crude or needless histological methods is a crying evil. The really useful matter that is published is smothered in a sea of rubbish, and the investigator is obliged to devote to the acquisition of such new technical knowledge as he may require very much more time than would suffice if he were only unimpeded". Und weiter: "It is useless to remonstrate with the persons of whom I am complaining: they cannot grasp the fact of their ignorance, and cannot be brought to see that nobody heeds them."

In dem Vorwort zur 5. Auflage finde ich diese Klage nicht zurück. Sollten alle Sünder seit 1893 ihr Leben gebessert haben? Ich kann es kaum glauben und meine, daß das Urteil Bolles Lee's obgleich hart, auch noch jetzt für viele Veröffentlichungen dieser Art verdient ist.

Neben dem Zuviel kommt aber auch nicht gar selten ein Zuwenig vor. Viele Autoren versäumen es, über die zu ihren Untersuchungen benutzten Methoden etwas mitzuteilen, oder auch sie teilen darüber nur so wenig mit, daß eine Wiederholung und eine nähere

Prüfung ihrer Resultate nach ihrer eigenen Methode unmöglich oder sehr schwierig ist. Natürlich ist es fast ausgeschlossen, in solchen Fällen daran zu denken, daß man es absichtlich anderen schwierig machen will, über denselben Gegenstand Untersuchungen anzustellen, wie etwas dergleichen bei mehr proletarischen Arbeitern aus einer gewissen Eifersucht oft vorzukommen scheint. Es bleiben dann aber zwei weitere Ursachen für eine solche Vernachlässigung übrig.

Der eine Fall ist einfach der, daß man seine Arbeitsmethode nicht genau beschreibt, weil man dieselbe selbst nicht recht mehr kennt. Wissenschaftliche Untersuchungen werden oft durch Zufälligkeiten veranlaßt, man arbeitet weiter, ändert seine Methode gelegentlich ab, schreibt nicht alles auf und weiß schließlich nicht mehr genau, wie man verfahren hat; während es bei der Veröffentlichung der Arbeit zu zeitraubend wäre, alles von neuem nachzuprüfen.

Die andere Ursache ist vielleicht darin zu suchen, daß viele Forscher die benutzte mikrotechnische Methode als etwas Nebensächliches, kaum der Erwähnung Wertes betrachten, welches neben den erlangten wissenschaftlichen Resultaten ihrer Arbeit nicht die Aufmerksamkeit des Lesers verdient.

Aber in beiden Fällen sollte man, wie ich meine, bedenken, daß eine wissenschaftliche Arbeit desto mehr Wert hat, je besser es möglich ist, ihre Resultate zu kontrollieren. Der Leser darf also Rechtens verlangen, daß man ihm mitteile, wie es möglich ist, die Untersuchung zu wiederholen und zwar mit der geringsten Mühe und dem geringsten Zeitaufwande. Und schließlich ist es doch in erster Linie im Interesse der veröffentlichten Untersuchung selbst, eine bequeme Kontrolle der Resultate möglich zu machen.

Groningen, am 21. August 1907.

Erratum

dans l'Article de M. Zeiller:

p. 199 ligne 6 au lieu de *Ptilozamites* lire *Ptilophyllum*.

Praktikum der Bakteriologie und Protozoologie. Von Dr. Karl

Kückalt, Privatdozent, Oberassistent am hygien. Institut der Universität Berlin und Dr. Max Hartmann, Privatdozent der Zoologie an der Universität und wiss. Hilfsarbeiter am Kgl. Institut für Infektionskrankheiten in Berlin. Mit 89 teils mehrfarbigen Abbildungen im Text. Preis: 4 Mark 50 Pf., geb. 5 Mark 50 Pf.

Botanische Praktika zum Gebrauche in den Laboratorien und zum Selbstunterrichte. Von Dr. Arthur Meyer, o. Prof. der Botanik an der Universität Marburg. I. Teil: **Erstes Mikroskopisches Praktikum.** Eine Einführung in den Gebrauch des Mikroskops und in die Anatomie der höheren Pflanzen. Zum Gebrauch in den botanischen Laboratorien und zum Selbstunterrichte. Für Botaniker, Chemiker, Pharmazeuten, Studierende des höheren Lehramtes, Zoologen. Zweite Auflage. Mit 82 Abbildungen im Text. Preis: broschiert 5 Mark, gebunden 6 Mark. II. Teil: **Praktikum der botanischen Bakterienkunde.** Einführung in die Methoden der botanischen Untersuchung und Bestimmung der Bakterienspezies. Mit einer farbigen Tafel und 31 Textabbildungen. Preis: 4 Mark 50 Pf., geb. 5 Mark 20 Pf.

Gesundheits-Ingenieur, Jahrg. 26. Nr. 22. 1903:

Das Buch wird dem Bakteriologen, der sich mit solchen Fragen in erster Linie beschäftigen muß, trotzdem es nur ein Praktikum sein will, recht willkommen sein.

Vorlesungen über Deszendenztheorien mit besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage, gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden. Von Dr. J. P. Lotsy. Erster Teil. Mit 2 Tafeln u. 121 Textfiguren. Preis 8 Mark, geb. 9 Mark.

— Zweiter Teil. Mit 13 Tafeln und 101 Textfiguren. 1908. Preis: 12 Mark, geb. 13 Mark.

Botanische Zeitung, 1906, Nr. 5:

... Für den einzelnen ist schon heute diese ganze Literatur kaum überschaubar, und deshalb ist Lotsys Versuch einer allgemein verständlichen, zusammenfassenden Darstellung mit Freude zu begrüßen.

Naturwissenschaftliche Wochenschrift. N. F. Bd. V. Nr. 25:

Das Buch Lotsys ist besonders verdienstlich durch die Hervorkehrung der botanischen Tatsachen. Werke, die zur Begründung deszendenztheoretischer Ansichten vorwiegend zoologische Daten benutzen, sind zahlreich, während botanische Deszendenztheorien von dem Umfang der Lotsyschen Schrift noch nicht existieren. Der Botaniker wird dem Verfasser daher besonders Dank wissen.

Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden. Ein Lehrbuch der Pflanzensystematik. Von Dr. J. P. Lotsy. Erster Band. Algen und Pilze. Mit 440 Abbildungen im Text. 1907. Preis: 20 Mark.

Inhalt: 1. Einleitung. 2. Volvocales. 3. Siphonales. 4. Archimycetes und Siphonomycetes. 5. Multizelluläre monoenergide Isokonten. 6. Stephanokonten. 7. Heterokonten. 8. Desmidiaceae. 9. Die Phaeophytenreihe. 10. Die Peridinales. 11. Die Diatomeen. 12. Phaeophyceae. 13. Rhodophyceae. 14. Die Schizophyten (Bakterien). 15. Schizophyceen. 16. Die Myxobakterien. 17. Myxomyceten. 18. Die Ascomyceten. 19. Erysiphales. 20. Plectascineae. 21. Pyrenomyceten und Laboulbeniales. 22. Lichenen. 23. Discomyceten. 24. Helvellineae. 25. Entubercaceae. 26. Exoascineae. 27. Die Saccharomyceten. 28. Basidiomycetes, Hemibasidii. 29. Die Uredineae. 30. Basidiomyceten. 1. u. 2. Teil. Charophyten. Namenregister. Sachregister.

Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen.

Von Dr. Hans Molisch, Prof. der Botanik und Vorstand des pflanzenphysiologischen Instituts der Universität Prag. Mit 11 Holzschnitten im Text. Preis: 2 Mark 50 Pf.

Leuchtende Pflanzen. Eine physiologische Studie von Professor Dr. **Hans Molisch**, Direktor des pflanzenphysiologischen Institutes der k. k. deutschen Universität Prag. Mit 2 Tafeln und 14 Textfiguren. 1904. Preis: 6 Mark.

Botanische Zeitung, Nr. 15, vom 1. August 1904:

Der Verfasser hat sich in der vorliegenden Abhandlung das dankenswerte Ziel gesetzt, eine zusammenfassende Darstellung unserer derzeitigen Kenntnisse über die Lichtentwicklung der Pflanzen auf Grund der bisherigen und seiner eigenen mehrjährigen Forschungen zu geben. Wenn auch der Verfasser viele seiner Beobachtungen schon in mehreren Spezialarbeiten mitgeteilt hat, so enthält doch diese Zusammenfassung über die Lichterscheinungen noch eine ganze Reihe neuer Tatsachen und viele wichtige Berichtigungen älterer Literaturangaben. Man kann also in Anbetracht der scheinbar tiefen Behandlung, die dieses interessante Gebiet der Physiologie in den meisten Lehrbüchern erfahren hat, nur mit Freude begrüßen.

Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen. Eine physiologische Studie. Von Dr. **Hans Molisch**, Professor der Botanik und Vorstand des pflanzenphysiologischen Instituts der Universität Prag. Mit einer Tafel. Preis: 3 Mark.

Botanische Zeitung:

„Die Arbeit ist durch die Genauigkeit und Kritik ihrer Methoden, die Vorsicht in der Deutung der Tatsachen und den Reichtum an neuen Beobachtungen gleich ausgezeichnet und verdient wohl an den besten gerechnet zu werden, die die Pflanzenphysiologie in unserer Zeit aufzuweisen gebracht hat.“ Schimper.

Studien über den Milchsaff und Schleimsaff der Pflanzen. Von Prof. Dr. **Hans Molisch**, Prof. der Botanik und Vorstand des pflanzenphysiologischen Institutes der deutschen Universität Prag. Mit 83 Holzschnitten im Text. 1900. Preis: 4 Mark.

Die Purpurbakterien nach den neuen Untersuchungen. Eine mikrobiologische Studie von Prof. Dr. **Hans Molisch**, Direktor des pflanzenphysiologischen Instituts der k. k. deutschen Universität in Prag. Mit 4 Tafeln. Preis: 5 Mark.

Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen. Vortrag, gehalten auf der 79. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Dresden am 16. September 1907 von Dr. **Otto Porsch**, Privatdozent für systematische Botanik an der K. K. Universität in Wien. Mit 14 Textabbildungen. 1907. Preis: 1 Mark 50 Pf.

Praktikum für morphologische und systematische Botanik. Hilfsbuch bei praktischen Übungen und Anleitung zu selbstständigen Studien in der Morphologie und Systematik der Pflanzenwelt. Von Prof. Dr. **Karl Schumann**, weil. Kustos am Kgl. Botanischen Museum u. Privatdozent an der Universität zu Berlin. Mit 154 Figuren im Text. Preis: 13 Mark, geb. 14 Mark.

Das botanische Praktikum. Anleitung zum Selbststudium der mikroskopischen Botanik für Anfänger und Geübtere, zugleich ein Handbuch der mikroskopischen Technik. Von Prof. Dr. **Eduard Strasburger**. Vierte umgearbeitete Auflage. Mit 230 Holzschnitten. 1902. Preis: 90 Mark, geb. 29 Mark 50 Pf.

Apotheker-Zeitung, Nr. 48, v. 6. Dez. 1902:

Was ich schon bei Anzeige des kleinen Praktikums hervorhob, sei hier noch einmal gesagt: Wer Neigung in sich spürt, das Studium der Botanik mit dem Mikroskop zu vertiefen, und wer sich damit eine unerschöpfliche Quelle reinen und edlen Naturgenusses verschaffen will, der vertraue sich Strasburgers Büchern an.

PROGRESSUS REI BOTANICAE

FORTSCHRITTE DER BOTANIK
PROGRÈS DE LA BOTANIQUE
PROGRESS OF BOTANY

HERAUSGEGEBEN
VON DER
ASSOCIATION INTERNATIONALE DES BOTANISTES

REDIGIERT VON
DR. J. P. LOTSY
IN LEIDEN

ZWEITER BAND ⦿ DRITTES HEFT

MIT 14 ABBILDUNGEN



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1908

WINKLER, HANS, Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. Mit 14 Abbildungen im Text	293
--	-----

Verlag von **Gustav Fischer in Jena.**

Handbuch der Technischen Mykologie. Dritter Band. **Mykologie des Bodens, des Wassers und des Düngers.** Unter Mitwirkung der Herren Prof. Dr. J. Behrens in Augustenberg, Prof. Dr. M. Hahn in München, Reg.-Rat Dr. L. Hiltner in München, Mag. scient. H. Jensen in Buitenzorg, Prof. Dr. A. Koch in Göttingen, Prof. Dr. R. Kolkwitz in Charlottenburg, Dr. P. Miquel in Paris, Dr. W. Omelianski in St. Petersburg, Dr. A. Reinsch in Altona, Dr. W. Rullmann in München, Dr. A. Spieckermann in Münster i. W., Prof. Dr. C. Freiherr von Tubeuf in München, Dr. H. Wichmann in Wien, Prof. Dr. S. Winogradsky in St. Petersburg. Herausgegeben von Dr. **Franz Lafar**, o. ö. Prof. der Gärungsphysiologie und Bakteriologie an der k. k. Technischen Hochschule zu Wien. Mit 10 Tafeln und 90 Abbildungen im Text. Preis: 18 Mark. — **Vierter Band. Spezielle Morphologie und Physiologie der Hefen und Schimmelpilze.** Unter Mitwirkung der Herren Dr. A. Ban in Bremen, Prof. Dr. M. Hahn in München, Alb. Klöcker in Kopenhagen, Prof. Dr. G. Lindau in Berlin, Prof. Dr. R. Meissner in Weinsberg, Prof. Dr. H. Müller-Thurgau in Wädenswil, Dr. R. Rapp in München, Prof. Dr. C. Wehmer in Hannover, Dr. H. Wichmann in Wien, Prof. Dr. H. Will in München. Herausgegeben von Dr. **Franz Lafar**, o. ö. Prof. der Gärungsphysiologie an der k. k. Technischen Hochschule zu Wien. Mit einer Tafel, einer Tabelle und 123 Abbildungen im Text. Preis: 17 Mark.

Das Werk wird in 5 Bänden vollständig. Von den noch nicht abgeschlossenen Bänden I, II und V liegen bereits mehrere Lieferungen vor.

Biochemie der Pflanzen. Von Dr. phil. et med. **Friedrich Czapek**, o. ö. Prof. der Botanik in Prag (jetzt in Czernowitz). Zwei Bände. Preis: 39 Mark, geb. 41 Mark 50 Pf.

Pharmaceutische Zeitung, Nr. 102, 1904:

... Wir glauben jedem die Anschaffung dieses Buches empfehlen zu dürfen, dessen Beruf oder Wissenschaft ihn mit pflanzenchemischen Problemen in Berührung bringt, und hierzu gehören unsere näheren Fachgenossen natürlich auch.

Vorlesungen über Bakterien. Von Dr. **Alfred Fischer**, o. Prof. der Botanik in Basel. Zweite vermehrte Auflage. Mit 69 Abbildungen. Preis: 8 Mark, geb. 9 Mark.

Zentralblatt für Bakteriell., Parasitenk. u. Infektionskrankh., Bd. XXII. Nr. 24/25 sagt über die erste Auflage:

... Das Buch ist von einem Botaniker geschrieben, und da wird man erwarten, daß das große Kapitel der Bakteriologie von ganz anderen Seiten in Bearbeitung genommen worden ist, als das gewöhnlich in den medizinischen Hörsälen zu sein pflegt. Dieser Umstand hat uns in erster Linie bewogen, das Buch zu lesen, und wer es angefangen hat, wird es wohl erst dann beiseite legen, wenn — allzu rasch — das Ende naht. Fischer versteht es, so angenehm und elegant vorzutragen, daß man bedauert, daß nicht noch mehr geboten ist. Dem Autor, dem durch eigene Forschung auf diesem Gebiete eine größere Erfahrung zu Gebote steht, ist es nicht zu verargen, wenn er an manchen Stellen etwas übers Ziel hinausschießt und seiner Subjektivität die Zügel etwas schiefen läßt. Dadurch hat das Ganze aber nur gewonnen und der Leser erhält Anregung zum Nachdenken ...

Vorlesungen über Bakterienenzyme. Von Dr. phil. **Franz Fuhrmann**, Privatdoz. für Technische Mykologie an der Technischen Hochschule und Bakteriologie an der Universität zu Graz. Mit 9 Abbildungen u. 5 graphischen Darstellungen im Text. Preis: 3 Mark 50 Pf.

Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche.

Von

Hans Winkler.

Mit 14 Abbildungen im Text.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Inhalt.

	Seite
Einleitung	294
Erstes Kapitel: <i>Nomenklatur und Definitionen</i>	298
Zweites Kapitel: <i>Unsichere und noch nicht genügend untersuchte Fälle</i>	304
A. Algen	305
B. Pilze	311
C. Moose	323
D. Farne	326
E. Gymnospermen	327
F. Angiospermen	328
Drittes Kapitel: <i>Die Apogamie</i>	350
A. Somatische Apogamie	352
B. Generative Apogamie	359
Viertes Kapitel: <i>Die Parthenogenesis</i>	362
A. Somatische Parthenogenesis	363
B. Generative Parthenogenesis	386
C. Die Merogonie	392
Fünftes Kapitel: <i>Die Parthenokarpie</i>	393
Sechstes Kapitel: <i>Das Wesen der Apogamie und Parthenogenesis</i>	396
1. Ist die diploide Eizelle einer somatischen Sporophytenzelle gleichwertig?	398
2. Kommt der diploiden Eizelle Keimzellarakter zu?	403
Siebentes Kapitel: <i>Die Beziehungen zwischen Apomixis und Generationswechsel</i>	408
Achtes Kapitel: <i>Ursache und Auslösung von Parthenogenesis und Apogamie</i>	418
Neuntes Kapitel: <i>Biologische Bedeutung von Parthenogenesis und Apogamie</i>	436
Zehntes Kapitel: <i>Die Beziehungen zwischen Parthenogenesis und Polymorphismus</i>	439
Literaturverzeichnis	444

Es gibt wohl kaum ein Problem der biologischen Wissenschaften, dessen Geschichte zu verfolgen mehr Reiz gewährt als das der Sexualität der Pflanzen. Nachdem schon frühzeitig hier und da behauptet worden war, daß die Pflanzen eine geschlechtliche Fortpflanzung, der der Tiere vergleichbar, besäßen, wurde ihnen im weiteren Verlaufe der Entwicklung der Wissenschaft diese immer und immer wieder aus theoretischen Gründen aberkannt und ebenso oft aus theoretischen Gründen wieder zugesprochen. Auf exakte Grundlage gestellt konnte naturgemäß die Lehre erst dann werden, als man gelernt hatte, exakt und mit Berücksichtigung und möglicher Überwindung aller Fehlerquellen zu experimentieren. Und das war erstaunlich spät.

Für den Einsichtigen stand es freilich schon seit den berühmten Versuchen von Camerarius, also seit dem Ende des 17. Jahrhunderts fest, daß die Pflanzen, um keimfähige Samen hervorbringen zu können, der Mitwirkung des Pollens bedürfen. Gemäß der alten Erfahrung indessen, daß eine Wahrheit, die dem Einsichtigen längst als unwiderleglich festgestellt gilt, noch lange Zeit braucht, bis sie zum Allgemeingut geworden ist, dauerte es doch noch fast anderthalb Jahrhunderte, ehe die immer wiederholten Einwendungen gegen die Ergebnisse von Camerarius und von denen, die seine Versuche bestätigt hatten, endgültig verstummen und so endlich auch die immer von neuem erforderlichen Nachuntersuchungen überflüssig machten.

So datiert die Zeit, von der an die Lehre von der Sexualität der Pflanzen als definitiv bewiesen gilt, eigentlich erst vom Jahre 1844 an, in dem Gaertner's „Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommenen Gewächse und über die natürliche und künstliche Befruchtung durch den eigenen Pollen“ erschienen. Seitdem war das Ziel der Forschung nicht mehr zu untersuchen, ob überhaupt die Pflanzen sexuell differenziert und befruchtungsbedürftig sind, sondern vielmehr genau festzustellen, wie der Vorgang der Bestäubung und Befruchtung in seinen Einzelheiten verläuft.

In Anbetracht des langen, hartnäckigen und oft mit großer Leidenschaftlichkeit geführten Kampfes, den es gekostet hatte, bis die Zweifel an der Sexualität der Pflanzen definitiv niedergeschlagen wurden, kann es nicht überraschen, daß man zunächst die Angaben über das Vorkommen einer Parthenogenesis bei Pflanzen geradezu mit Unbehagen aufnahm. Zwar konnten diese Angaben, da sie sich ja immerhin nur auf vereinzelte Fälle bezogen, die Lehre von der Sexualität der Pflanzen nicht mehr erschüttern, die durch so zahlreiche Versuche und, nach Vervollkommnung der Untersuchungsmethoden, auch auf entwicklungsgeschichtlichem Wege bewiesen war. Aber zu den Vorstellungen, die man sich, nach glücklicher Über-

windung der Schleiden'schen Irrlehre, über die Notwendigkeit und die Wirkungsweise des Pollens bei der Keimerzeugung gebildet hatte, paßte eben das Vorkommen der Parthenogenesis, d. h. der Erzeugung von Keimen bei zweifellos geschlechtlich differenzierten Gewächsen ohne Mitwirkung des männlichen Elementes, gar nicht, und so gab der eine sicher erwiesene Fall von der Entbehrlichkeit des Pollens zur Samenbildung allen den Behauptungen erneuten Nachdruck, nach denen doch die Zahl der höheren Pflanzen gar nicht so klein sein sollte, bei denen zur Keimbildung der Pollen nicht nötig wäre.

Dieser eine sichere Fall war der der *Caelebogyne ilicifolia* J. Smith. Es ist das eine diöcische Euphorbiacee, die, im östlichen Australien einheimisch, seit 1829 in Kew in drei weiblichen Stöcken kultiviert wurde, und daselbst alljährlich keimfähige Samen erbrachte, aus denen der Mutter völlig gleichende Tochterpflanzen hervorgingen. Da nun männliche Blüten an den drei Pflanzen durchaus fehlten und auch keine verwandten männlichen Euphorbiaceen in den betreffenden Gewächshäusern standen, sich auch keine Pollenschläuche in den auffallend lange frisch bleibenden Narben und Griffeln trotz sorgfältiger Untersuchung nachweisen ließen, so kam Smith (1841) zu dem Schlusse, daß für diese Pflanze „pollen is not essential to the perfecting its seeds“. Da damals die Schleiden'sche Theorie noch zahlreiche Anhänger hatte, benutzte Smith dieses Ergebnis, um gegen sie Front zu machen, indem er (1841, p. 511) bemerkt: „that the absence of pollen is irreconcilable with the theory that every grain of pollen furnishes a germ, and that the ovulum is merely a matrix to receive and nourish it till it becomes a perfect seed“.¹⁾

Wir können nun an dieser Stelle, so verlockend es wäre, nicht im einzelnen verfolgen, wie man sich innerhalb der nächsten Jahrzehnte mit den Angaben von Smith abfand, sie bestritt, ignorierte, bestätigte und sich theoretisch zurechtlegte. Es genüge, daran zu erinnern, daß man zunächst die unbequeme Tatsache ableugnete und die Smith'schen Beobachtungen damit zu erklären suchte, daß man — was gelegentliche Befunde als nicht ausgeschlossen erscheinen lassen mußten — annahm, es seien eben doch innerhalb der sonst

¹⁾ Es ist eigentlich zu bedauern, daß nicht schon länger ein einwandfrei bewiesener Fall von Embryobildung ohne Mitwirkung des Pollens bekannt war: die ganze Schleiden'sche Theorie wäre dann von Anfang an unmöglich gewesen und viel mühsame Arbeit hätte fruchtbringender gestaltet werden können. Der Erfolg, den die Schleiden'sche Befruchtungstheorie hatte, ist wohl zum größten Teil damit zu erklären, daß viele Forscher unter dem Eindruck der wichtigen Entdeckung des Pollenschlauches standen, und diese Entdeckung, wie das so häufig geschieht, in ihrer Tragweite zu überschätzen geneigt waren. Die Schleiden'sche Theorie stellt in dieser Hinsicht ein völliges Analogon zu der viel früheren Lehre der Spermatisten dar, die nach der Entdeckung der Spermatozoen in diesen auch vorgebildete Embryonen erblickten, die in den Eiern nur ausgebrütet würden.

rein weiblichen Blüte gelegentlich Antheren aufgetreten, deren Pollen zur Bestäubung verwandt worden wäre. Am nächsten der Wahrheit kam, freilich auf Grund ungenügender Untersuchungen, Klotzsch (1857), der in einem anonym erschienenen Aufsatz die Keime der *Caelebogyne* gar nicht als Embryonen, sondern als vegetative Knospen ansprach.

Glauben und Bestätigung fand die Behauptung, daß bei *Caelebogyne* wirklich Parthenogenesis vorliege, erst dann, als die Pflanze in blühreifen Exemplaren den europäischen botanischen Gärten allgemein zugänglich wurde, so daß Nachuntersuchungen leicht angestellt werden konnten, und vor allem dadurch, daß der Fall aus seiner Vereinzelung im Jahre 1856 heraustrat, als von Siebold (1856) seine Beobachtungen über die Parthenogenesis bei der Honigbiene und anderen Tieren veröffentlichte. Es war A. Braun, der im Anschluß daran auf der Naturforscherversammlung zu Wien 1856 nachdrücklich die Wichtigkeit der Smith'schen Beobachtungen an *Caelebogyne* betonte. Im Jahre 1857 erschien dann seine ausführliche Abhandlung über Parthenogenesis bei Pflanzen, in der er nicht nur die Angaben von Smith durch sorgfältige und kritische Nachprüfung bestätigen, sondern, was wichtiger war, einen neuen unbezweifelbaren Fall echter Parthenogenesis beschreiben konnte, nämlich bei *Chara crinita* Wallr., die innerhalb ihres recht ausgedehnten Verbreitungsbezirktes so gut wie ausschließlich in rein weiblichen Exemplaren vorkommt, dessenungeachtet aber allenthalben reichlich keimfähige Sporenfrüchte zur Reife bringt.

Freilich wollten auch nach den Arbeiten Braun's (1857 und 1860) die Zweifel noch nicht verstummen. Zwar die tatsächliche Richtigkeit des von Braun an *Chara crinita* Beobachteten ist wohl nie bestritten, im Gegenteil oft bestätigt worden; doch wurde die prinzipielle Bedeutung des Falles noch nicht recht gewürdigt. Und was *Caelebogyne* anbetrifft, so wurde die Frage, ob bei ihr in der Tat der Pollen zur Keimerzeugung unnötig ist, ob, wenn es der Fall wäre, das dann als Parthenogenesis aufzufassen, und wie das Verhältnis dieser Fortpflanzungsart zur sexuellen zu verstehen sei, nach wie vor hin und her diskutiert, ohne daß es zu einer definitiven Entscheidung kam und kommen konnte.

Das letztere war deshalb nicht gut möglich, weil noch eine klare Einsicht in das eigentliche Wesen des Befruchtungsvorganges fehlte; aus dem gleichen Grunde blieben auch im allgemeinen die umfangreichen theoretischen Erörterungen über das Wesen der Parthenogenesis ziemlich unfruchtbar. So konnte die endgültige Entscheidung über die vieluntersuchte *Caelebogyne* erst fallen, nachdem die Einzelheiten des Befruchtungsvorganges genauer bekannt geworden waren und die moderne Untersuchungstechnik ihre Ausbildung erfahren hatte,

und das Jahr 1877 kam heran, bis durch Strasburger (1877, p. 67; 1878, p. 659) die alte Streitfrage dahin entschieden wurde, daß die Embryonen bei *Caelebogyne ilicifolia* zwar allerdings ohne Befruchtung gebildet werden, daß aber trotzdem keine Parthenogenesis vorliegt, da die Keime nicht aus unbefruchteten Eiern hervorgehen, sondern adventive Sprossungen des Nucellargewebes darstellen.

Damit war denn nun zwar erwiesen, daß bei höheren Pflanzen aus den Ovulis keimlinghaltige Samen entstehen können, ohne daß eine Befruchtung vorausgegangen ist, aber es war damit auch zugleich der einzige Fall von Parthenogenesis beseitigt, der bei höheren Pflanzen einigermaßen sichergestellt schien.¹⁾ Denn alle anderen Angaben über vermeintliche Parthenogenesis bei Blütenpflanzen konnten und mußten von nun an erst dann als sichergestellt gelten, wenn die cytologische Untersuchung ergeben hatte, daß die Keimlinge auch tatsächlich aus der unbefruchteten Eizelle entstehen. Solange diese Konstatierung ausstand, waren die betreffenden Angaben bestenfalls nur Nachweise der Tatsache, daß bei dieser oder jener Pflanze Samenbildung ohne Bestäubung erfolgen kann; ob aber Parthenogenesis oder Adventivembryobildung vorliegt, konnte und kann noch heute schlechterdings nur durch die cytologische Untersuchung entschieden werden.

Es dauerte nun aber sehr lange, ehe eine solche Untersuchung vorgenommen wurde, und so galt bis fast vor einem Jahrzehnt *Chara crinita* als die einzige Pflanze, bei der eine der tierischen vergleichbare Parthenogenesis festgestellt war. Die Algen waren es auch, die dann durch die wichtigen experimentellen Untersuchungen von Klebs (1896) über die Fortpflanzungsverhältnisse besonders der Conjugaten und ihre Abhängigkeit von äußeren Faktoren die ersten neuen Beispiele von Parthenogenesis im Pflanzenreiche lieferten. Erst die im Jahre 1900 erschienene Arbeit von Juel über *Antennaria* erbrachte dann den Nachweis, daß doch auch bei höheren Pflanzen echte Parthenogenesis vorkommt, und so ergab sich die merkwürdige Sachlage, daß die älteren Forscher, die sich auf das Verhalten der *Caelebogyne ilicifolia* stützend, die Möglichkeit der Parthenogenesis bei Blütenpflanzen so energisch verteidigt hatten, zwar im Hinblick auf den speziellen Fall der *Caelebogyne* im Unrecht waren, im Hinblick auf das gesamte Phanerogamenreich aber doch Recht behielten.

Mit dem Jahre 1900 nun und der in ihm erschienenen Arbeit von Juel haben wir den Ausgangspunkt für die im folgenden zu gebenden Darlegungen erreicht. Es ist deren Ziel, in übersichtlicher

¹⁾ Als Kuriosität sei erwähnt, daß Kerner von Marilaun noch in der zweiten Auflage seines Pflanzenlebens (1896, p. 421) in der Keimbildung der *Caelebogyne ilicifolia* Parthenogenesis erblickt.

Anordnung und mit tunlicher Vollständigkeit alles das kritisch zusammenzustellen, was seit 1900 über das Problem der Parthenogenese bei Pflanzen veröffentlicht worden ist. Natürlich wurde auch die ältere Literatur, soweit das nötig war, gebührend berücksichtigt. Außerdem erwies es sich aus Gründen, die sofort deutlich werden werden, als erforderlich, das von der Parthenogenese nicht zu trennende Problem der Apogamie mit zu berücksichtigen.

Ehe wir nun aber mit der Darlegung der Tatsachen selbst beginnen können, müssen wir einige nomenklatorische Vorbemerkungen vorausschicken, die zugleich die Disposition für unsere Einteilung des Stoffes enthalten.

Erstes Kapitel.

Nomenklatur und Definitionen.

Sowohl die Bezeichnung Parthenogenese wie die Bezeichnung Apogamie sind von den Forschern, die sich mit unserem Problem beschäftigt haben, durchaus nicht immer in übereinstimmendem Sinne gebraucht worden. Wir müssen daher von vornherein genau angeben, in welchem Sinne wir sie im folgenden anwenden wollen. Dabei soll aber die Rechtfertigung im einzelnen für die von uns einzuhaltende Begriffsumgrenzung einem späteren Kapitel überlassen werden.

Parthenogenese und Apogamie sind zwei charakteristische Arten der Fortpflanzung, und es fragt sich daher zuerst, wie sie sich zu den anderen bei Pflanzen vorkommenden Fortpflanzungsweisen verhalten. Um darin einen klaren Einblick zu bekommen, teilen wir die bei Pflanzen überhaupt möglichen Vermehrungsarten in drei Unterabteilungen ein: die Amphimixis, die Pseudomixis und die Apomixis.

Die Amphimixis ist die normale Art der geschlechtlichen Fortpflanzung, bei der also der Keim entsteht aus dem Verschmelzungsprodukt zweier Keimzellen, seien diese nun als Isogameten ausgebildet oder in Ei und Spermatozoon differenziert.

Als Pseudomixis bezeichnen wir den Ersatz der echten geschlechtlichen Keimzellverschmelzung durch einen pseudosexuellen Kopulationsprozeß zweier nicht als spezifische Befruchtungszellen differenzierter Zellen. Was die Pseudomixis von der Amphimixis unterscheidet, ist also im wesentlichen nur der Umstand, daß die beiden miteinander verschmelzenden Zellen nicht als Gameten differenziert

sind. Natürlich ist die Pseudomixis stets mit Autogamie verbunden; doch ist es wenigstens theoretisch auch nicht ausgeschlossen, daß sie mit Allogamie verbunden auftreten kann, wenn anders es sich bewahrheiten sollte, daß es Pfropfhybride gibt, die aus einer Zelle des Verwachsungsgewebes hervorgegangen sind, in die der Kern (und vielleicht auch Protoplasma) aus einer benachbarten artfremden Zelle hinübergewandert war.

Bekannt ist pseudomiktische Fortpflanzungsweise bis jetzt vor allem bei einigen Farnen, so z. B. bei *Lastrea pseudomas* var. *polydactyla* Wills (Farmer, Moore und Digby 1903), wo der Sporophyt aus einer Prothalliumzelle hervorgeht, deren Kern mit einem aus einer Nachbarzelle herübergewanderten zweiten Kern verschmilzt, ehe die Entwicklung beginnt. Farmer und Digby (1907, p. 191) nennen diesen Vorgang Pseudapogamie.

Vielleicht gehören auch die Uredineen hierher, bei denen der binukleäre Zustand durch Übertritt eines Kernes in eine Nachbarzelle des uninukleären Mycel erreicht wird (Blackman 1904).

Da es aber in dieser Arbeit nicht unsere Absicht ist, uns eingehender mit der Erscheinung der Pseudomixis zu befassen, sollen diese Fälle, auf die wir überdies später noch werden zurückkommen müssen, nicht näher diskutiert, sondern nur kurz auf sie hingewiesen werden. Es sei nur noch bemerkt, daß sich die Abgrenzung der Pseudomixis gegen die Amphimixis in zweifelhaften Fällen vor allem daraus ergibt, daß der Aushilfscharakter erkennbar sein muß, den die Pseudomixis als Ersatz der verlorenen typischen Amphimixis besitzt.

Andererseits ist auch zu bedenken, daß nicht jede nichtsexuelle Kern- oder Zellverschmelzung nun ein pseudosexueller Vorgang sein muß. Es kann selbstverständlich außer der sexuellen und der pseudo-sexuellen Zellverschmelzung auch noch eine asexuelle geben. Hierher gehören z. B. die von Němec (1902; 1903) beschriebenen Kernverschmelzungen in chloralisierten Wurzeln von *Vicia*, und auch die vielbesprochene Kernverschmelzung im jugendlichen Ascus der Ascomyceten ist unseres Erachtens nicht als eigentlich sexueller Vorgang aufzufassen, auch nicht als Pseudomixis, sondern als ungeschlechtliche Kopulation.¹⁾

¹⁾ Wir können hier natürlich keine eingehende Begründung dieser Auffassung geben und verweisen auf die Besprechung der Frage besonders bei Harper (1905, p. 61 ff.), Lotsy (1907, p. 451 u. a. a. O.) und Vuillemin (1907, p. 80 ff.). Was uns vor allem gegen die Deutung der „Dangeard'schen Fusion“ (wie Juel (1902, p. 54) die Endokaryogamie in der jungen Spore der Ustilagineen, der jungen Teleutospore der Uredineen und dem jungen Ascus der Ascomyceten nennt im Gegensatz zu der „Harper'schen Fusion“ im Ascogon der Ascomyceten), als sexuellen Vorgang zu sprechen scheint, ist die Tatsache, daß die Harper'sche Fusion zweifellos als solcher anzusehen ist und doch nur eine von beiden als wahre Befruchtung gedeutet werden kann. Man könnte nun allerdings in der Dangeard'schen Fusion einen

Als Apomixis endlich bezeichnen wir den Ersatz der geschlechtlichen Fortpflanzung durch einen anderen, ungeschlechtlichen, nicht

Ersatz für die echte Befruchtung sehen, wenn sie nur bei parthenogenetisch gewordenen Ascomyceten aufträte, was aber eben nicht der Fall ist. Und der an sich ansprechenden Kompromißhypothese von Lotsy (l. c.) bleibt die Aufgabe, zu erklären, warum nach der Befruchtung die eben erst verschmolzenen elterlichen Kerne sich nachträglich wieder trennen.

Wenn also die Kernfusion im Ascus der Ascomyceten kein sexueller Prozeß ist, so fragt es sich, aus welchem anderen Grunde sie erfolgt; bedeutungslos ist der Vorgang gewiß nicht, zumal er sich ja bei allen daraufhin untersuchten Ascomyceten gefunden hat. Harper (l. c.), der, was auch mir als das Wahrscheinlichste erscheint, annimmt, daß durch die Fusion ein Kern mit quadrivalenten Chromosomen entsteht, bringt ihn in Zusammenhang mit der Kernplasmarelation: „the ascus is to be developed as a relatively large cell to serve as a storehouse, with an abundant supply of material for the formation of ascospores; and in order that the nucleo-cytoplasmic equilibrium may be maintained, it must be provided with an excess of nuclear material as compared with the other cells of the ascogenous hyphae and the ascogonium“ (l. c., p. 66). Aber auch diese Hypothese erklärt nicht die Fusion selbst. Nach dem, was wir sonst über die Beziehungen zwischen Kern und Plasma wissen, müssen wir sogar annehmen, daß mehrere kleine gleichmäßig in dem Protoplasmakörper verteilte Kerne besser instande sind, die Aufrechterhaltung der Kernplasmarelation zu besorgen, als ein einziger großer Kern.

Ohne sie nun hier ausführlicher darzulegen und zu begründen, möchte ich die Ansicht äußern, daß die Kernfusion im Ascomycetenascus als ein karyokinetisch-technischer Vorgang anzusehen ist. An anderer Stelle (Winkler 1906, p. 266 ff.) wurde auseinandergesetzt, daß, wenn aus einem Kern mit n Chromosomen solche mit $n/2$ Chromosomen entstehen sollen, das nur so möglich ist, daß ein Kern mit bivalenten Chromosomen sich nach dem Schema der Reduktionsteilung zweimal hintereinander teilt, so daß vier Kerne mit $n/2$ univalenten Chromosomen entstehen. Sollen nun anstatt viere acht solcher Kerne gebildet werden, wie im Ascus, dann muß der Ausgangskern quadrivalente Chromosomen besitzen und sich dreimal unmittelbar hintereinander teilen, mit anderen Worten sich so verhalten, wie sich der fusionierte Ascuskern verhält. Da der junge Ascus zweikernig ist, wäre das allerdings auch erreichbar, wenn die beiden Kerne je eine Reduktionsteilung nach dem Schema der höheren Pflanzen durchmachten; wenn trotzdem eine Fusion stattfindet und somit ein einziger Kern als Ausgangspunkt der Sporenbildung dient, so mag das daran liegen, daß der Prozeß so gleichmäßiger erfolgen, mit größerer Sicherheit gleichzeitig einsetzen und gleichmäßigere Produkte liefern kann, als wenn zwei voneinander unabhängige Kerne ihn selbständig auszuführen hätten. (Daß die Ascomyceten mit mehr als acht Sporen im Ascus dieser Deutung keine prinzipiellen Schwierigkeiten entgegenstellen, geht aus den Untersuchungen von Overton 1906 über *Thecotheus Pelletieri* hervor.)

Nachträgliche Hinzufügung. In einer eben erschienenen vorläufigen Mitteilung berichtet Claussen (1907) über eine Neuuntersuchung der Kernverhältnisse von *Pyronema confluens*, die, falls sie sich bestätigt und verallgemeinern läßt, die Dangeard'sche Fusion in ganz anderer, einfacherer Weise erklärt. Danach findet nämlich auch bei den Ascomyceten nur eine einmalige Kernverschmelzung statt, da die Kerne im Ascogon sich nur fest aneinanderlegen, ohne zu verschmelzen, und dann als konjugierte Kerne in die ascogenen Hyphen einwandern. Hier erst findet die definitive Fusion zum primären Ascuskern statt, der also hiernach natürlich nur bivalente Chromosomen hat.

mit Kern- und Zellverschmelzung verbundenen Vermehrungsprozeß. Hierfür liegt an sich schon ein anderer Terminus vor, nämlich der der Apogamie. Dieser Ausdruck wurde von de Bary (1878, p. 479) für die Tatsache eingeführt, „daß einer Species (oder Varietät) die sexuelle Zeugung verloren geht und durch einen anderen Reproduktionsprozeß ersetzt wird“. Die Apogamie im Sinne von de Bary deckt sich also genau mit dem, was wir Apomixis nennen, und wenn wir diesen neuen Terminus an Stelle des alten setzen, so geschieht es notgedrungen deshalb, weil, wie bereits anderwärts nachgewiesen wurde (Winkler 1906, p. 251 ff.), alle neueren Autoren den Ausdruck Apogamie nicht mehr im de Bary'schen Sinne verwenden, sondern ihm eine andere engere Bedeutung zulegen, in der er allgemein gebräuchlich geworden ist. Als Beleg sei zunächst auf Juel (1900, p. 40) hingewiesen, der unter Apogamie nur die Erzeugung eines Sporophyten durch den Gametophyten ohne geschlechtliche Fortpflanzung versteht. Genau so sehen auch Coulter und Chamberlain (1904, p. 210) Apogamie als „the production of a sporophyte by a gametophyte without the act of fertilization“ an. Prinzipiell ebenso, aber noch enger umgrenzend, weil nur die Verhältnisse der Angiospermen berücksichtigend, definiert Guérin (1904, p. 80): „L'Apogamie ne comprend que les embryons naissant dans le sac embryonnaire, aux dépens de toute cellule autre que l'oosphère.“ Und ebenso versteht Treub (1905, p. 149) unter Apogamie diejenigen Fälle, „où l'amphimixie fait défaut, et dans lesquels l'embryon tire son origine d'un élément quelconque né dans le sac embryonnaire, à l'exception de l'oosphère“.

Alle die genannten Autoren sehen also in der Apogamie nicht mehr wie de Bary allgemein den Ersatz der verlorenen geschlechtlichen Fortpflanzung durch einen anderen Vermehrungsvorgang, sondern nur noch die Erzeugung eines Sporophyten durch den Gametophyten ohne geschlechtliche Vorgänge. Ausdrücklich nehmen dabei Guérin und Treub von denjenigen Zellen des Gametophyten, die den Sporophyten liefern können, die Eizelle aus. Anders Strasburger, der auch in der Embryobildung aus dem unbefruchteten Ei einen echten Apogamiefall sieht, vorausgesetzt, daß das Ei einen Kern mit der unreducierten, diploiden Chromosomenzahl besitzt (Strasburger 1904, p. 113, 118; 1907, p. 170). Auch Farmer und Digby (1907, p. 192) bezeichnen die ungeschlechtliche Entstehung eines Sporophyten aus einem diploidchromosomigen Gameto-

Wenn sich das bestätigt, dann bleibt sehr auffällig die Achtzahl der Sporen im Ascus, die, wenn eine doppelte Kernverschmelzung da wäre, als deren notwendige Folge verständlich ist. Hat der primäre Ascuskern aber nur bivalente Chromosomen, dann verlangt die Tatsache Erklärung, daß bei den Ascomyceten im Gegensatz zu allen anderen Organismen derjenige Kern, der die Reduktionsteilung durchführt, drei und nicht nur zwei Teilungsschritte eingeht.

phyten als Apogamie und unterscheiden zwischen Parthenapogamie, d. h. der Entstehung des Sporophyten aus der unbefruchteten diploiden Eizelle, und Euapogamie, d. h. der Entstehung des Sporophyten aus Gametophytengewebe.

Inwiefern es zulässig ist, auch die Entwicklung der unbefruchteten diploidchromosomigen Eizelle als apogamen Vorgang aufzufassen, werden wir später zu untersuchen haben. Hier soll vorerst nur darauf hingewiesen werden, daß, während Farmer und Digby sich an die auch sonst übliche Definition der Apogamie halten, Strasburger insofern von ihr abweicht, als er (1905, p. 58) das Ei der „apogamen“ Alchimillen und anderer sich wie diese verhaltender Pflanzen als „eine vegetative, nur wie ein Ei geformte Zelle des Sporophyten“¹⁾ bezeichnet. Es ist, worauf auch de Candolle (1905, p. 9) schon hingewiesen hat, klar, daß man von Apogamie im Sinne der herrschenden Definition in diesem Falle nur dann sprechen kann, wenn man auch in der diploiden Eizelle eine Zelle des Gametophyten sieht; hält man sie für eine Sporophytenzelle, dann ist die Entstehung eines Sporophyten aus ihr nicht als apogamer, sondern als rein vegetativer Propagationsprozeß anzusehen, durchaus gleichwertig der Adventivkeimbildung aus Nucelluszellen oder der Vermehrung durch Ausläufer. Strasburger kehrt also damit zur älteren weiteren Fassung des Apogamiebegriffes zurück.

Nachdem sich aber der de Bary'sche Terminus spontan in seiner Bedeutung so gewandelt hat, erscheint es uns als vorteilhafter, ihm, anstatt ihn in seine alten Rechte wieder einzusetzen, die neue Bedeutung zu lassen und als Ersatz für ihn eine neue Bezeichnung einzuführen. Als solche wurde früher (Winkler 1906, p. 253) Apomixis vorgeschlagen, und diesen Ausdruck werden wir auch im folgenden benutzen in der Bedeutung: Ersatz der geschlechtlichen Fortpflanzung durch einen anderen, ungeschlechtlichen Vermehrungsprozeß. Es ist selbstverständlich, daß Organismen wie die Bakterien oder die Cyanophyceen, die sich nur ungeschlechtlich vermehren, nicht als apomiktische Wesen aufzufassen sind, da sie ja, soviel wir wissen, eine geschlechtliche Fortpflanzung niemals besessen haben, und es zum Begriff der Apomixis gehört, daß ein Verlust der Sexualität eingetreten ist.

Der ungeschlechtliche Vermehrungsvorgang nun, der den sexuellen bei der Apomixis ersetzt, kann nach sehr verschiedenartigen Modalitäten erfolgen, und wir unterscheiden darnach als Unterarten der Apomixis:

1. vegetative Propagation, d. h. Ersatz der Befruchtung durch Ausläuferbildung, Entstehung blattbürtiger Sprosse,

¹⁾ Von mir gesperrt. W.

Viviparie und ähnliche Vorgänge vegetativer Vermehrung, für die sich z. B. bei Kerner (1896, p. 5 ff.) und anderswo zahlreiche Beispiele angeführt finden. Auch die Adventivembryobildung aus Nucellarzellen, wie sie sich bei *Caelebogyne ilicifolia* und anderen Pflanzen findet, gehört hierher. Es handelt sich dabei (außer bei der Aposporie, vgl. Kapitel 3) immer um die apomiktische Entstehung von Sporophyten aus Sporophyten, oder von Gametophyten aus Gametophyten, und alle diese Fälle fallen also außerhalb unseres Themas, auch die Nucellarembryonie von *Caelebogyne*, die sich ja von der Entstehung adventiver Knospen etwa am Hypocotyl von *Euphorbia cyparissias* oder *Linum usitatissimum* nur dadurch unterscheidet, daß sie sich innerhalb der Makrospore abspielt, und daß die Adventivsprosse morphologisch (wenigstens meistens) echten Embryonen völlig gleichen. Mit Parthenogenesis oder Apogamie direkt haben sie nichts zu tun.

2. Apogamie, d. h. die apomiktische Entstehung eines Sporophyten aus vegetativen Zellen des Gametophyten, und zwar
 - a) somatische Apogamie, wenn die Zelle oder der Zellkomplex, die den Sporophyten liefern, in ihren Kernen die diploide Chromosomenzahl besitzen (Euapogamie von Farmer und Digby),
 - b) generative Apogamie, wenn die Kerne der Mutterzellen des Sporophyten nur die haploide Chromosomenzahl führen (meiotische Euapogamie von Farmer und Digby).
3. Parthenogenesis, d. h. die apomiktische Entstehung eines Sporophyten aus einem Ei, und zwar
 - a) somatische Parthenogenesis, wenn das Ei einen Kern mit der diploiden, unreduzierten Chromosomenzahl besitzt (Parthenapogamie von Farmer und Digby),
 - b) generative Parthenogenesis, wenn der Kern des Eies mit der haploiden Chromosomenzahl ausgestattet ist.

Wir finden also in dem Umstande, daß der Sporophyt das eine Mal aus einer Eizelle, das andere Mal aus einer oder mehreren vegetativen Körperzellen hervorgeht, einen wesentlichen Unterschied, und legen erst in zweiter Linie Gewicht auf die Zahl der Chromosomen, die sich in den Kernen der Ausgangszellen finden. Damit befinden wir uns vor allem in scharfem Gegensatz zu Strasburger, der den Hauptnachdruck auf die Chromosomenzahl legt und von echter Parthenogenesis nur dann reden will, wenn ein „haploides, somit auf Befruchtung eingerichtetes Ei mit seiner einfachen Chromosomenzahl in die Keimbildung“ eintritt (1907, p. 170).

Die Rechtfertigung unserer abweichenden Ansicht soll einem späteren Kapitel vorbehalten bleiben. Wir werden jedenfalls im folgenden die im vorstehenden angeführte Begriffsumgrenzung einhalten und die Darlegung der Tatsachen auch nach ihr disponieren.

Bemerkt muß noch werden, daß das Vorkommen des einen Modus der Fortpflanzung das gleichzeitige Vorhandensein noch eines anderen bei derselben Species und sogar beim gleichen Individuum nicht prinzipiell ausschließt; es kann im Gegenteil z. B. Amphimixis kombiniert mit allen Unterarten der Apomixis auftreten. Insbesondere aber ist die vegetative Propagation häufig als aushelfende Vermehrungsweise neben irgendeiner der anderen Methoden der Fortpflanzung vorhanden. Doch scheinen Apogamie und Parthenogenesis niemals oder nur ausnahmsweise nebeneinander vorzukommen (so bei *Alchimilla sericata* und vielleicht bei *Euphorbia dulcis*?), während Amphimixis und Parthenogenesis z. B. bei *Thalictrum purpurascens* nebeneinander vorhanden sind.

Zweites Kapitel.

Unsichere oder noch nicht genügend untersuchte Fälle.

Bevor wir nun daran gehen können, die einzelnen Fälle von Parthenogenesis oder Apogamie in der Reihenfolge zu besprechen, die ihnen nach den im ersten Kapitel getroffenen Unterscheidungen zukommt, empfiehlt es sich, die zweifelhaften oder noch nicht genügend untersuchten einschlägigen Fälle vorweg zu erörtern. Denn es lassen sich selbstverständlich die einzelnen in der Literatur bekannt gegebenen Vorkommnisse von Parthenogenesis oder Apogamie erst dann sicher rubricieren, wenn sie auch cytologisch und mit besonderer Berücksichtigung der Kernverhältnisse untersucht worden sind. Das ist nun aber keineswegs bei allen den Pflanzen, bei denen das Vorhandensein einer der beiden uns interessierenden Apomixis-Arten festgestellt ist, der Fall, ja oft ist es überhaupt noch fraglich, ob Apogamie oder ob Parthenogenesis vorliegt, und, wenn das eine oder das andere zutrifft, ob es sich um die generative oder um die somatische Modalität handelt. In manchen Fällen ist sogar nur das sichergestellt, daß Samenbildung ohne Bestäubung erfolgen kann, so daß es also noch unentschieden bleibt, ob das Pseudomixis oder eine der drei Arten der Apomixis ist. Alle diese Fälle sollen nun, soweit sie mir bekannt geworden sind, schon an dieser Stelle zusammengestellt werden,

damit im folgenden, falls erforderlich, auf sie Bezug genommen werden kann, und in der Hoffnung, daß die Zusammenstellung der unsicheren und noch nicht genügend untersuchten Angaben dazu anrege, sie eingehender nachzuprüfen.

Die Zahl der Pflanzen, bei denen das Bestehen von Parthenogenesis oder Apogamie vermutet, aber bisher noch nicht sicher nachgewiesen worden ist, oder bei denen, wenn auch das tatsächliche Vorhandensein einer der beiden Apomixis-Arten sichergestellt wurde, doch die Untersuchung nicht so weit gediehen ist, daß sie mit völliger Sicherheit in eine der von uns aufgestellten Kategorien untergebracht werden könnten, ist ziemlich groß. Auf absolute Vollständigkeit macht unsere Zusammenstellung natürlich keinen Anspruch; doch blieben, soweit das möglich war, in der Hauptsache nur solche Angaben unberücksichtigt, die von vornherein durch allzu ungenügende Begründung außer Betracht fallen. Das gilt begreiflicherweise vor allem von älteren Angaben, hinsichtlich derer hier auf die Zusammenstellungen bei Gaertner (1844 und 1849), A. Braun (1857 und 1860) und besonders bei Regel (1859) verwiesen sei.

Wir führen der Übersichtlichkeit wegen die in diesem Kapitel zu behandelnden Fälle nicht in historischer, sondern in systematischer Anordnung an.

A. Algen.

Unter den Algen sind aus den verschiedensten Familien mehrere Fälle von Parthenogenesis sichergestellt; doch liegen auch eine Reihe von Angaben vor, die noch näher zu untersuchen sind. So z. B. das Verhalten mancher Diatomeen.

Diatomeen. Manche Autoren, wie z. B. Lotsy (1907, p. 284) reden hier direkt von Parthenogenesis. So sollen bei *Synedra affinis* und *Corethron* parthenogenetische Auxosporen vorkommen; auch *Rhabdonema arcuatum* soll sich ähnlich verhalten. Doch fassen sowohl Oltmanns (1904, p. 126 ff.) wie Karsten (1900), welcher letzterer wohl der beste Kenner der Fortpflanzungsverhältnisse der Bacillariaceen ist, die Sache anders auf. Sicher scheint nur, daß in der Tat bei einigen der erwähnten Formen und ihren Verwandten Apomixis vorliegt. Im übrigen aber ist die Sachlage noch so wenig geklärt, daß wir an dieser Stelle keine Veranlassung haben, näher darauf einzugehen und auf die Diskussion der einschlägigen Tatsachen bei den drei citierten Autoren verweisen können.

Chlorophyceen. Innerhalb der großen Gruppe der Chlorophyceen ist bei verschiedenen Unterfamilien Parthenogenesis konstatiert. So kommt z. B. unter den Chlamydomonadaceen vielleicht bei *Polytoma* spontane Parthenogenesis vor, da Francé (1894, p. 323)

für die Gameten dieser Gattung fakultative Kopulation angibt. Doch ist das nach Oltmanns (1904, p. 147) zweifelhaft, da wahrscheinlich eine Verwechslung zwischen Gameten und Zoosporen vorliegt. Sicher aber gelang der Nachweis wenigstens fakultativer Parthenogenesis Klebs (1896, p. 437) bei *Chlamydomonas media* Klebs. Er gibt darüber l. c. an: „In den feuchten Kammerkulturen ließ ich die Zellen sich bis zum Auftreten der Gameten vermehren, die zum Teil an ihrem kontrahierten Plasmakörper erkennbar waren. Dann fügte ich einen Tropfen einer Nährlösung von 1 Proz. zu und stellte die Kultur wieder hell. Alle Zellen kamen zur Ruhe, die Kopulation war unmöglich geworden. Jetzt sah ich, wie der kontrahierte Plasmakörper einer Gamete innerhalb der alten Zellhaut sich mit einer neuen umgab und nach einiger Zeit sich zu teilen begann. Die nicht kopulierenden Gameten werden also wieder rein ungeschlechtlich. Allerdings ist der Unterschied in der Keimung gegenüber den Zygoten gering. Denn auch diese verhalten sich bei ihrer Keimung nicht anders, als daß sie sich teilen und ungeschlechtliche Zellen bilden.“

Bei den *Volvox*-Arten soll nach Angaben Klein's (vgl. Oltmanns 1904, p. 162) echte Parthenogenesis nicht ausgeschlossen sein. Sie ist selbstverständlich für den bei *Volvox* sichergestellt, der mit Bütschli in den Parthenogonidien dieser Pflanzen parthenogenetische Eier erblickt.

Sehr interessante Verhältnisse finden wir bei der Protosiphonacee *Protosiphon botryoides* (Kützinger) Klebs. Diese einzellige aber vielkernige Alge bildet im Wasser zahlreiche Gameten, die normalerweise zu je zwei kopulieren und eine sternförmige abgeflachte Zygote liefern. Diese muß eine längere Ruheperiode durchmachen, ehe sie keimt. Bei der Keimung geht aus ihr sofort wieder ein neues Pflänzchen hervor, indem sie sich einfach streckt und vergrößert. — Es gelang nun aber Klebs (1896, p. 216 ff.) dadurch, daß er die Alge in nährsalzreicher Flüssigkeit oder bei einer Temperatur von 25—27° C hielt, sie zur Bildung von Schwärmern zu veranlassen, die ohne zu kopulieren zu je einer Parthenospore wurden. Daß es sich dabei um echte Gameten und nicht um ungeschlechtliche Schwärmsporen handelte, ging daraus hervor, daß die in der nährsalzreichen Lösung entstandenen Schwärmer, in reines Wasser übertragen, schon nach 10—15 Minuten kopulierten. — Wir haben hier also einen wohlkonstatierten Fall von fakultativer, experimentell erzeugbarer Parthenogenesis, auf den wir später noch werden zurückkommen müssen. Die Kern- und Chromosomenverhältnisse sind dabei aber leider unbekannt. Man wird aber wohl vermuten dürfen, daß bei der Keimung der Zygoten eine Reduktion eintritt, bei der der Parthenosporen aber nicht. Daß jedenfalls die beiden nicht völlig gleichwertig sind, geht auch daraus hervor, daß die Parthenosporen

kugelförmig, nicht sternförmig gestaltet sind, und daß sie im Gegensatz zu den längere Zeit ruhenden Zygoten sofort auskeimen. Andererseits ist freilich zu beachten, daß die Keimung der beiden Sporen gleichartig verläuft, sie erfolgt also auch bei den Zygoten ohne vorhergehende Schwärmerbildung, so daß man wohl annehmen muß, die Reduktion erfolgt bei der Schwärmerbildung. Da nun aber eine solche auch in den aus Parthenosporen hervorgegangenen Individuen erfolgt, so müßte sie hier nach ganz anderem Modus, ohne Reduktion vor sich gehen. Das läßt sich aber natürlich nur durch die Beobachtung entscheiden.

Ähnlich verhält sich nach Klebs (1896, p. 321; vgl. auch die älteren Angaben von Dodel 1876, p. 506) *Ulothrix zonata* Ktz., die wie alle Ulotrichaceen unverzweigte Fäden bildet. Sie hat neben ungeschlechtlicher Fortpflanzung durch Makro- und Mikrozoosporen geschlechtliche Vermehrung durch Gameten, die zu je zwei miteinander zu einer Zygote verschmelzen. Durch Übertragen der Gameten — die durch den Besitz von nur zwei Cilien mit Sicherheit von den vierciligen Mikrozoosporen zu unterscheiden sind — in eine 0,5proz. Nährlösung konnte aber Klebs die Kopulation verhindern und die Gameten dazu veranlassen, ohne vorhergehende Verschmelzung je eine keimungsfähige Parthenospore zu liefern. Bei der Keimung teilt sich die Zygote in vier Zellen, von denen jede für sich zu einem neuen Faden auswächst, während die Parthenosporen nur je zwei solcher Zellen ergeben. Wenn sich das bestätigen sollte, dann könnte man wohl annehmen, daß bei der Keimung der Zygoten eine Reduktion erfolgte, bei der der Parthenosporen aber nicht. Doch wäre dann nicht recht verständlich, warum sich die Parthenospore überhaupt bei der Keimung teilt, anstatt sofort zum Faden auszuwachsen, was die Zygote natürlich nicht kann, da sie die diploide, der Faden aber die haploide Chromosomenzahl besitzt, oder aber, warum die Parthenospore nicht auch durch zwei Äquationsteilungen in vier Fadenmutterzellen sich teilt. Doch ist die ganze Sache noch der Nachuntersuchung und Aufklärung bedürftig, da Klebs selbst das geschilderte verschiedene Verhalten der beiden Sporenarten bei der Keimung nicht als direkt beobachtet, sondern nur als wahrscheinlich vorhanden angibt, während andererseits Dodel (1876, p. 433) behauptet, daß die Zygote bei der Keimung 2—14 Zoosporen bildet.

Vermutlich kommt auch bei der monotypischen Gattung *Cylindrocapsa* Parthenogenesis vor, doch liegt darüber nur eine kurze Notiz von Cienkowski vor (1876, p. 529), auf die hier verwiesen sei.

Ebenfalls noch nicht genügend geklärt sind die Verhältnisse bei der Chaetophoracee *Draparnaldia*, deren Mikrozoosporen nach Klebs (1896, p. 420) sowohl mit wie ohne Kopulation Ruhezellen erzeugen können, sich also bald als Gameten, bald als Zoosporen verhalten.

Ob das etwa damit zusammenhängt, daß die einen haploid-, die anderen diploidchromosomig sind, und wie sich die beiderlei Ruhezellen bei der Keimung verhalten, ist nicht bekannt.

Auf Grund einer Beobachtung von Huber, daß den weiblichen Gameten gleichende Schwärmer von *Aphanochaete repens* A. Br. keimten und Pflänzchen mit Sexualorganen ergaben, vermutet Oltmanns (1904, p. 241), daß man es auch hier mit parthenogenetisch keimenden Eiern zu tun hat. Auch hier ist die nähere Untersuchung erwünscht.

Dasselbe gilt von manchen Chroolepidaceen, bei denen die Schwärmer der Gametangien unter Umständen auch ohne Kopulation keimen können (Oltmanns 1904, p. 253).

Unter den Siphonales sind es *Codium tomentosum* und *Bryopsis*, bei denen das Vorkommen von Parthenogenesis vermutet wurde, und zwar von Went (1890, p. 352) für *Codium*, und von Oltmanns (1904, p. 306) für *Bryopsis*. Beide Fälle sind näher zu untersuchen.

Phaeophyceen. Unter den Phaeophyceen bietet besonderes Interesse die Gattung *Ectocarpus*. Deren Arten bilden neben ungeschlechtlichen Zoosporen auch Gameten, die zwar äußerlich alle gleichgestaltet sind, aber insofern eine erste Andeutung von sexueller Differenzierung als Eier und Spermatozoen erkennen lassen, als die einen — die weiblichen Gameten — sich eher als die anderen mit ihrer Geißel festsetzen, so daß sie also in diesem ruhenden Stadium von den anderen noch lebhaft herumschwimmenden — männlichen — Gameten befruchtet werden. Es ist nun sehr bemerkenswert, daß beide Arten von Gameten zu parthenogenetischer Keimung befähigt sind, wie von Berthold (1881, p. 404) und Oltmanns (1899, p. 93) beobachtet wurde. Wir werden auf dieses seltene Beispiel „männlicher Parthenogenesis“ noch zurückzukommen haben.

Auch bei den Cutlerien und ihren Verwandten kommt Parthenogenesis vor, über die aber im einzelnen noch manche wichtige Frage aufzuhellen ist. Oltmanns (1905, p. 256) berichtet darüber zusammenfassend: „Reinke wie Falkenberg konnten bei Neapel die Kopulation der Cutlerien glatt beobachten, unbefruchtete Eier gingen stets zugrunde, deshalb glaubte man, Thuret's und Crouan's ältere Angaben, wonach die weiblichen Gameten der fraglichen Form an den bretonischen Küsten unbefruchtet keimen, möchten wohl auf einem Irrtum beruhen. Allein sie sind zweifellos richtig, denn neuerdings zeigte Church (1898), daß auch an den Küsten von England *Cutleria multifida* meistens parthenogenetisch keimt. Während bei Neapel nach Reinke das Verhältnis von Männchen und Weibchen 3:2 zu sein pflegt, treten an Englands Küsten im August männliche Pflanzen nur ganz spärlich auf, und in den übrigen Monaten werden sie überhaupt nicht mehr gefunden. Die weiblichen Exem-

plare sind dagegen sehr reichlich vertreten, und die entleerten Eier keimen fast alle ohne Befruchtung.

Die Neigung zu parthenogenetischer Entwicklung ist unter den Braunalgen aber keineswegs auf die Cutlerien beschränkt. Sauvageau schildert auch für *Giffordia secunda* ein reichliches Auftreten der Antheridien im Juli, ein völliges Schwinden derselben im August. Oogonien werden zu dieser Zeit noch reichlich entwickelt. Die Eier keimen parthenogenetisch aber sehr langsam — fast wie Zoosporen. Kompliziert wird der Vorgang, der im einzelnen wohl noch einmal studiert werden müßte, dadurch, daß viele unbefruchtete Eier unter Aufplatzen zugrunde gehen.

Sehen wir aber bei den genannten Gattungen ein periodisches Schwinden der Antheridien, so liegt die Annahme nahe, daß ähnliche Formen in dieser Richtung noch weiter vorgeschritten sind und ihre Antheridien vollends einbüßten; sie behielten nur noch Oogonien mit parthenogenetischen Eiern. Das dürfte besonders für einige *Ectocarpus*-Arten zu vermuten sein, welche aus plurilokulären Sporangien große, ohne Befruchtung keimende Schwärmer entleeren, denen eine außerordentlich große Ähnlichkeit mit den Eiern von *Giffordia secunda* zukommt.“

Man wird vermuten dürfen, daß auch hier wie bei *Protosiphon* äußere noch nicht näher präzierte Faktoren für den Eintritt oder das Fehlen der Befruchtungsbedürftigkeit der Gameten maßgebend sind. Zu erwähnen ist dabei noch, daß sich bei *Cutleria* die Parthenosporen weder im Aussehen noch in ihrer Weiterentwicklung nennenswert von den Zygoten unterscheiden.

Characeae. Auch den allbekannten Fall der *Chara crinita* Wallr. müssen wir unter die noch nicht genügend untersuchten Vorkommnisse von Parthenogenesis rechnen. Zwar kann es hier keinem Zweifel unterliegen, daß echte Parthenogenesis vorliegt; aber die Kernverhältnisse sind noch völlig unbekannt, und es läßt sich schlechterdings nicht entscheiden, ob es sich um somatische oder generative Parthenogenesis handelt.

Bekanntlich wurde die Tatsache, daß bei *Chara crinita* die unbefruchteten Oogonien zu keimfähigen Oosporenfrüchten heranreifen, von Braun (1857) entdeckt. Die weitverbreitete Pflanze ist diöcisch, einjährig und nicht imstande, sich durch Bulbillen oder überwinternde Stengelknoten zu erhalten. Sie ist also auf die Vermehrung durch Oosporen angewiesen und benutzt diese auch allenthalben, obwohl männliche Exemplare an den allermeisten Standorten der Pflanze durchaus fehlen. Schon daraus geht so gut wie sicher hervor, daß die Oosporen parthenogenetisch reifen müssen. Durch besondere Kulturversuche mit isolierten rein weiblichen Stöcken wurde es überdies noch noch experimentell von Migula (1897, p. 357) bewiesen.

Da männliche Individuen von *Chara crinita* an verschiedenen Standorten (Siebenbürgen, Kaspisches Meer, Griechenland, Frankreich) beobachtet worden sind, ist es nicht ausgeschlossen, daß auch *Amphimixis* noch gelegentlich vorkommt, was experimentell festzustellen wäre.

Die parthenogenetisch entstandenen Oosporen der *Chara crinita* schließen sich in ihrem Verhalten und in ihrem Bau, der Ausbildung der schwarzen Hartschale usw. durchaus an die entsprechenden Verhältnisse der geschlechtlich erzeugten Chara-Früchte an. Ob die Beobachtung von Migula (l. c., p. 358), daß sie ihre Keimkraft rascher verlieren als diese, allgemein gilt und mit der Parthenogenesis in Zusammenhang steht, ist noch zu untersuchen.

Bemerkenswert ist, daß *Chara crinita* eine der formenreichsten Chara-Arten überhaupt ist; bei Migula's Kulturversuchen mit zwei verschiedenen Formen erwiesen sich diese als konstant.

Über die Kernverhältnisse der *Chara crinita* wissen wir noch nichts. Debski (1897 und 1898) und Goetz (1899) haben *Chara fragilis* und *foetida* näher cytologisch untersucht und gefunden, daß weder bei der Entwicklung der Spermatozoen noch bei der der Oogonien eine Reduktion der Chromosomenzahl stattfindet. Man muß also annehmen, daß eine solche mit den ersten Teilungen der keimenden Oospore verknüpft ist. Das ist cytologisch noch nicht näher untersucht worden, aber sehr wahrscheinlich.

Nehmen wir also an, daß bei den amphimiktisch gebliebenen Charen die ersten beiden Teilungsschritte in der keimenden Frucht durch eine Reduktionsteilung erfolgen, so ist es klar, daß bei *Chara crinita* auch die ersten beiden Teilungen typische Karyokinesen wie alle anderen sein müssen. Die Chromosomenzahl wird also immer konstant die gleiche bleiben. Ob das aber die haploide oder die diploide ist, läßt sich nicht entscheiden, ehe nicht weitere Untersuchungen vorliegen. Es könnte die diploide Chromosomenzahl sein, und also somatische Parthenogenesis vorliegen; dann müßte man annehmen, daß bei der Keimung normal befruchteter Oosporen von *Chara crinita* einmal die Reduktionsteilung unterblieb, so daß eine diploidchromosomige Pflanze resultierte, deren Oosporen die Fähigkeit zur Parthenogenesis besaßen. Es kann aber auch die haploide Chromosomenzahl sein, und also generative Parthenogenesis vorliegen; dann müßten unbefruchtete Oosporen direkt die Fähigkeit zu spontaner Weiterentwicklung erhalten haben. Die letztere Annahme ist wohl die wahrscheinlichere, da nach ihr von allen Zellen nur die Oospore nicht die ihr gebührende Chromosomenzahl besitzt, während nach der anderen Annahme die Oospore als einzige von allen Zellen die normale Chromosomenzahl im Kern hat. Entscheidung bringen kann hier wohl nur der Befruchtungsversuch und der Vergleich mit den Chromosomenzahlen der anderen amphimiktisch gebliebenen Chara-Arten.

B. Pilze.

Phycomycetes. In den beiden Gruppen der Phycomyceten, den Zygomyceten und den Oomyceten, finden wir Formen mit Apomixis, wenn diese auch in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle noch nicht genügend bekannt ist.

Von den Zygomyceten sind hier alle diejenigen Arten zu nennen, die zur Bildung von Azygosporen befähigt sind. Die normale geschlechtliche Fortpflanzung dieser Pilze besteht bekanntlich darin, daß an benachbarten Mycelästen keulenförmige Seitenäste entstehen, die ihre Spitzen, mit denen sie sich paarweise berühren, durch je eine Querwand von dem Reste des Mycels abgrenzen. Die so isolierten Zellen werden zu Gameten, die miteinander zu einer meistens dickwandigen Zygote verschmelzen (Fig. 1A), wobei die zahlreichen Kerne, wie Dangeard (1906, p. 645) bei *Mucor fragilis* und *Sporodinia grandis* feststellte, paarweise miteinander kopulieren, offenbar wohl je einer aus der einen Gamete mit je einem aus der anderen.

Es gibt nun eine ganze Anzahl von Zygomyceten, bei denen Azygosporen entstehen können, d. h. Dauersporen, die denselben Bau wie die typischen Zygosporien besitzen, nur in manchen Fällen weniger voluminös sind, die aber nicht durch Kopulation zweier Gameten entstehen, sondern dadurch, daß entweder sich überhaupt nur ein Kopulationsast bildet, dessen apikale Kopulationszelle unmittelbar zur Azygospore wird (Fig. 1C), oder aber dadurch, daß die beiden Kopulationsschläuche zwar ausgebildet werden, ihre Gametenzellen aber nicht verschmelzen, sondern je für sich zu einer Azygospore reifen (Fig. 1B). Die Zahl der zu solcher Azygosporenbildung befähigter Zygomyceten ist wahrscheinlich ziemlich groß. Fischer (1892, p. 170) führt als

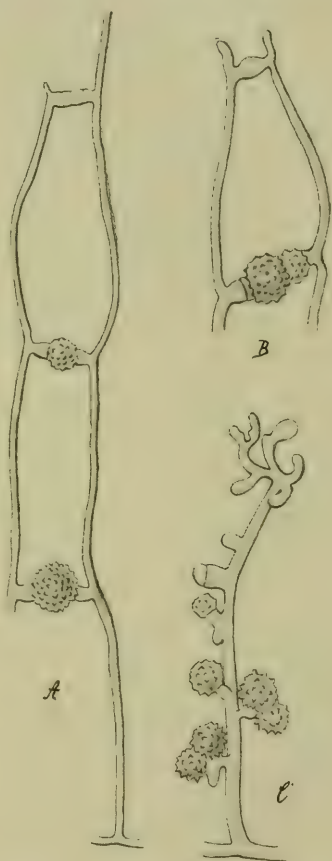


Fig. 1. A. *Mucor racemosus*. Normale Zygosporienbildung (nach Bainier 1883, Taf. 17, Fig. 6). — B. *Mucor racemosus*. Azygosporienbildung (nach Bainier l. c., Taf. 18, Fig. 9). — C. *Mucor tenuis*. Azygosporientragender Ast (nach Bainier l. c., Taf. 19, Fig. 11).

hierher gehörige Formen an: *Rhizopus nigricans*, *Absidia capillata* und *septata*, *Sporodinia grandis*, *Spinellus fusiger*, *Mucor erectus*, und als *Mucor*-Arten, von denen bisher überhaupt nur Azygosporen, keine Zygosporien bekannt sind, *Mucor neglectus*¹⁾ und *tenuis*. Näheres über die Bedingungen, die ihre Entstehung veranlassen, wissen wir nicht.²⁾

Ob die Azygosporenbildung als eine echte Parthenogenese angesehen werden darf, ist nicht leicht zu entscheiden, zumal cytologische Untersuchungen darüber noch ausstehen. Da bei der normalen Zygosporienbildung Kernverschmelzungen auftreten, — vorausgesetzt daß man den eben angeführten Ergebnissen von Dangeard Allgemeingültigkeit für alle sexuellen Zygomyceten zusprechen darf — so wäre es sehr wohl denkbar, daß auch in der reifenden Azygospore die Kerne paarweise miteinander kopulierten. In der Tat gibt auch Vuillemin (1900) an, solche Kernverschmelzungen in den Azygosporen von *Entomophthora gloeospora* beobachtet zu haben, was freilich Olive (1906, p. 205) bei der Nachuntersuchung nicht bestätigen konnte.³⁾ Sollte der negative Befund von Olive den Tatsachen entsprechen, dann müßte man allerdings in der Azygosporenbildung einen der Parthenogenese sehr nahe stehenden Prozeß erblicken. Finden aber tatsächlich auch in der Azygospore Kernfusionen statt, dann wäre das wohl weder als Pseudomixis noch als eine Art Autogamie aufzufassen, sondern als Parthenomixis in dem p. 320 definierten Sinne. Ehe aber die Tatsachen nicht genau festgestellt sind, hat es wenig Zweck, diese Frage eingehend zu diskutieren.

Unter den Oomyceten ist die Parthenogenese verhältnismäßig weit verbreitet, wir können sie geradezu mit Lotsy (1907, p. 151) in zwei Gruppen einteilen, von denen bei der einen echte Befruchtung herrscht, während diese bei der anderen fast vollkommen durch Parthenogenese abgelöst ist. Die erste Gruppe ist die der Peronosporae, die zweite die der Saprolegnieae. Wir haben es also hier allein mit den Saprolegnieen zu tun. Von ihnen nahm man sogar, nachdem zuerst Pringsheim (1874, p. 192) festgestellt hatte, daß Saprolegnia-Arten imstande sind, Oosporen ohne Befruchtung aus-

¹⁾ *Mucor neglectus* ist nach Vuillemin (1907, p. 29) nur eine apomiktisch gewordene Form von *Zygorhynchus heterogamus*. Auch *Zygorhynchus Moelleri* bildet nach demselben Autor Azygosporen.

²⁾ Man vergleiche dazu die Ausführungen von Vuillemin (1907, p. 27 ff.). Besonderes Interesse und genauere Nachprüfung verdient dessen Angabe (l. c., p. 31), daß er auf *Spinellus chalybeus*, der auf einer *Mycena* schmarotzte, und der an sich agam ist, Zygosporien fand, die unter dem Einfluß des gleichzeitig auf derselben *Mycena* wachsenden *Spinellus macrocarpus* entstanden sein sollen. Vuillemin sieht nun aber in diesen Zygosporien keine hybride Bildung, sondern betrachtet sie als Azygosporen von *Spinellus chalybeus*, die sich infolge der „excitation sexuelle“ des *Spinellus macrocarpus* gebildet hätten.

³⁾ Die Arbeiten von Riddle (1906 a und b) waren mir unzugänglich.

zubilden, bis vor wenigen Jahren allgemein an, daß bei ihnen überhaupt keine Befruchtung vorkäme, obwohl es längst bekannt war, daß bei vielen Arten neben den Oogonien auch typisch ausgebildete Antheridien vorhanden sind.

Diese treiben, wie es in Fig. 2 für *Achlya racemosa* Hildebr. dargestellt ist, zarte schlauchförmige Ausstülpungen, die, genau wie die echten Befruchtungsschläuche etwa bei *Pythium*, in das Oogonium hineindringen und sich je einem Ei fest anpressen. Es liegt aber, wie de Bary (1884, p. 154) sagt, „kein Grund vor, sie für wirklich befruchtende Organe zu halten. Dies um so weniger, als ihre Bildung zwar bei manchen Arten, z. B. *Achlya polyandra*, *Saprolegnia monoica*, immer in der beschriebenen Form verläuft; als es aber andere Arten gibt, bei welchen neben den beschriebenen Erscheinungen, an denselben Stöcken, Antheridien ohne Befruchtungsschlauch, oder gänzlich antheridienfreie Oogonien (z. B. *Aphanomyces scaber*, *Saprol. hypogyna*) häufig sind, und endlich manche, den erstgenannten sonst äußerst ähnliche Arten oder Rassen Antheridien überhaupt nie, oder höchstens als überaus seltene Ausnahme entwickeln. Die Ei- und Oosporenbildung aber verläuft in allen diesen Fällen bis in die kleinsten Einzelheiten gleich.“

Diese Auffassung, wonach also den Saprolegnien überhaupt keine echte Befruchtung mehr zukäme, hat sich nun allerdings nicht in dieser allgemeinen Fassung aufrecht erhalten lassen.

Zwar ist es sicher, daß es Formen gibt, bei denen überhaupt keine Antheridien auffindbar sind, so *Saprolegnia monilifera* oder die von Davis (1903) genau untersuchte *Saprolegnia mixta* forma *agama*, bei denen das Oogonium also sicher auf apomiktischem Wege reifen muß.

Auch das läßt sich nicht bezweifeln, daß bei manchen Arten zwar Antheridien, aber aus diesen keine Befruchtungsschläuche entstehen, und es ist auch wahrscheinlich, daß, so wie es de Bary für *Achlya racemosa* schildert, die Befruchtungsschläuche sich zwar eng an die Eier anpressen, aber keinen geformten Inhalt in dieses übertreten lassen. Aber unbedingt verallgemeinern läßt sich das nicht mehr, seit Trow (1904, p. 552) bei *Achlya debaryana* nachwies, daß (vgl. Fig. 3) der Befruchtungsschlauch sich an der Berührungsstelle mit dem Ei öffnet, um einen Spermakern in dieses eindringen zu

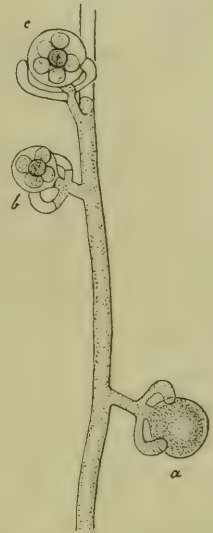


Fig. 2. *Achlya racemosa*. Fruchtzweig mit drei Oogonien nebst Antheridienästchen; a noch vor, b und c nach Abgrenzung von Oogon und Antheridium, b mit sechs, c mit sieben Eiern. (Nach de Bary 1884, Fig. 69 A, p. 153.)

lassen, der mit dem Eikern verschmilzt. Es kommt darnach doch auch bei den Saprolegnieen (wenigstens bei *Achlya*, bei *Saprolegnia* ist Entsprechendes bisher noch nicht nachgewiesen) echte Befruchtung vor, und bis auf weiteres wird man daher nur diejenigen Saprolegnieen sicher als parthenogenetisch ansehen dürfen, bei denen keine Antheridien oder wenigstens keine Befruchtungsschläuche gebildet werden.

Zum mindesten gilt das vorerst unbedingt, soweit habituelle Parthenogenesis in Betracht kommt. Fakultativ parthenogenetisch können natürlich aber auch diejenigen Arten sein, bei denen normalerweise eine regelrechte Befruchtung erfolgt. Und das ist denn auch nach den Untersuchungen von Klebs (1899, p. 562) der Fall.

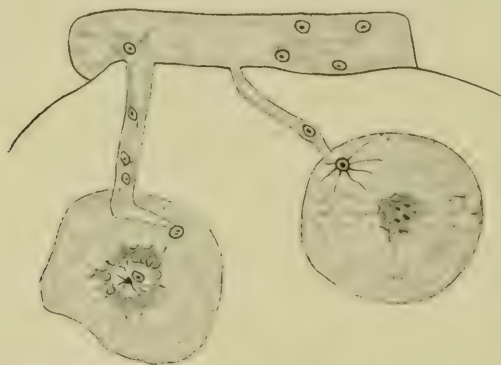


Fig. 3. *Achlya debaryana*. Schnitt durch ein Oogon mit Antheridium, den Moment der Befruchtung der Eier zeigend. (Nach Trow 1904, Taf. 36, Fig. 26.)

Klebs fand nämlich bei *Saprolegnia mixta*, daß diese Species unter gewissen Kulturbedingungen, z. B. bei Kultur in reinen Lösungen von Hämoglobin, saurem äpfelsaurem Ammon und Leucin, gar keine Antheridien mehr ausbilden kann, während normalerweise bis zur Hälfte der Oogonien mit Antheridien besetzt sein können. Trotz dieses völligen Mangels der männlichen Organe entstehen in den Oogonen zahlreiche Oosporen, die sich in keiner Hinsicht von den befruchteten Oosporen zu unterscheiden scheinen. Man kann, wie das Klebs auch tut, hieraus schließen, daß bei *Saprolegnia mixta* fakultative Parthenogenesis möglich ist.

Freilich sind diese Versuche nicht eindeutig, da eben *Saprolegnia mixta* eine Species ist, bei der auch unter den normalen Bedingungen am natürlichen Standorte sich ein Teil der Oogonien parthenogenetisch entwickelt; Klebs (1899, p. 563) fand, daß auf dem natürlichen Substrat, z. B. auf toten Fliegen, nur etwa 10 bis 20 Proz. aller Oogonien mit Antheridien besetzt waren. Nun wird, wie Klebs mit

de Bary annimmt, die Bildung der Antheridien höchstwahrscheinlich durch einen von den Oogonien ausgehenden chemischen Reiz veranlasst, und wenn daher unter gewissen Kulturbedingungen keine Antheridien entstehen, so braucht das nicht daran zu liegen, daß, wie Klebs (l. c., p. 564) ausführt, durch diese Kulturbedingungen die Oogonien in einen Zustand versetzt werden, in dem sie nicht fähig sind, den für die Antheridienbildung nötigen Stoff auszuschcheiden, sondern es kann auch darauf beruhen, daß bei *Saprolegnia mixta* von vornherein zweierlei Arten von Oogonien entstehen können: parthenogenetische und der Befruchtung bedürftige. Nimmt man nun an, daß nur die letzteren die für die Antheridienentstehung maßgebenden Substanzen ausscheiden können, so würde das völlige Ausbleiben der Antheridienbildung bei der Hämoglobinkultur bedeuten, daß eben nur parthenogenetische Oogonien unter diesen Kulturbedingungen zur Ausbildung kommen, gar keine befruchtungsbedürftigen mehr. Dann aber würden die Versuche von Klebs nicht mehr die Befähigung der *Saprolegnia mixta* zu fakultativer Parthenogenesis beweisen, sondern eben nur ein Hinweis darauf sein, daß bei dieser Art — ähnlich wie bei *Thalictrum purpurascens* — habituelle Parthenogenesis neben normaler Amphimixis vorhanden ist, und daß man es durch Variieren der Kulturbedingungen in der Hand hat, die eine der beiden Fortpflanzungsarten bei völliger Unterdrückung der anderen zur alleinigen Herrschaft zu bringen. — Bei dieser Sachlage wäre es erwünscht, daß die Versuche von Klebs auf eine Saprolegniee ausgedehnt würden, die, wie das bei *Achlya debaryana* der Fall zu sein scheint, obligatorisch amphimiktisch — unter „normalen“ Kulturbedingungen — ist.

Wie die Oosporenbildung ohne Befruchtung bei den Saprolegnieen aufzufassen ist, ob als echte Parthenogenesis oder als pseudomiktischer Vorgang, kann nicht sicher entschieden werden, ehe nicht genaue cytologische Untersuchungen über die Kernverhältnisse der apomiktischen Oosporen im Vergleich zu denen der amphimiktischen vorliegen. Bisher ist, soviel mir bekannt, nur *Saprolegnia mixta* forma *agama* durch Davis (1903) untersucht worden, und zwar in einer sicher antheridienfreien Reinkultur, so daß alle sich darin entwickelnden Oosporen apomiktisch entstanden sein mußten. Davis fand, daß in dem von Anfang an vielkernigen Oogonium eine Anzahl Ovocentren auftreten, in denen je ein Kern erhalten bleibt, während die anderen Kerne degenerieren. So entstehen einkernige Eier, in denen sich der Kern nachträglich noch erheblich vergrößert. Doch kam es auch vor, daß zwei Ovocentren zur Bildung eines Eies herangezogen wurden, welches Ei dann zweikernig war. Irgendwelche Kernverschmelzungen, die man etwa als pseudomiktischen, die sexuelle Karyogamie ersetzenden Vorgang deuten könnte, scheinen also wenigstens bei dieser

Species nicht einzutreten. Inwieweit man das aber verallgemeinern darf, bleibt zweifelhaft, wie denn überhaupt ein definitives Urteil über die Parthenogenese der Saprolegnien sich bei dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse darüber noch nicht abgeben läßt. —

Bei *Basidiobolus ranarum* Eidam, einem Pilze, dessen Stellung im System noch nicht völlig geklärt erscheint, der aber verschiedene Beziehungen zu den Phycomyceten aufweist und daher als Anhang zu diesen erwähnt sei, beobachtete Raciborski (1896, p. 125) unter gewissen, aber nicht näher präzisierten Bedingungen

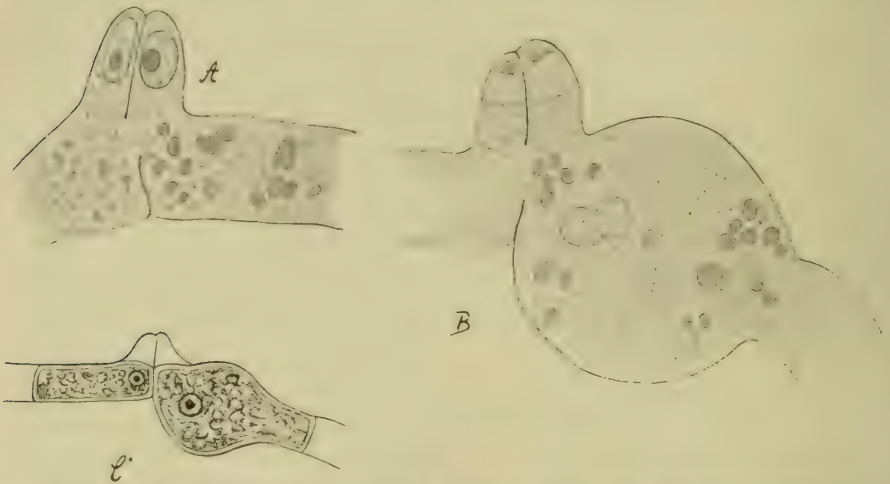


Fig. 4. *Basidiobolus ranarum*. A und B. Zwei Stadien der normalen Zygosporenbildung (nach Fairchild 1897, Taf. 13, Fig. 1 und Taf. 14, Fig. 12). — C. Azygosporenbildung (nach Raciborski 1896, Fig. 11, p. 125).

die Entstehung von Azygosporen. In welcher Weise sie vor sich geht, erhellt unmittelbar aus Fig. 4, in der die Azygosporenbildung (C) neben der normalen Zygotenbildung (A und B) dargestellt ist, und die keiner weiteren Erläuterung bedarf.

Sehr interessante, aber auch noch nicht gänzlich geklärte Verhältnisse finden wir bei den Ascomyceten (inkl. den Ascolichenen).

Die berühmte alte Streitfrage, ob die Ascomyceten Sexualität besitzen oder nicht, eine Frage, die bekanntlich zuerst von de Bary bejaht, und vor allem von Brefeld verneint wurde, ist heute dank der Anwendung der modernen cytologischen Untersuchungsmethoden auf sie (zuerst von Harper 1895) wohl definitiv zugunsten der de Bary'schen Auffassung entschieden worden. Es kann nicht mehr

bezweifelt werden, daß unter den Ascomyceten, die ja eine sehr arten- und formenreiche Gruppe darstellen, eine sehr große Anzahl typische Sexualität besitzen. Zwar sind naturgemäß vorerst noch nicht sehr viele Genera untersucht worden, doch rechtfertigen die vorliegenden Untersuchungen die eben ausgesprochene Behauptung zur Genüge.

Wir können nun selbstverständlich an dieser Stelle nicht eine ins einzelne gehende Übersicht über die verschiedenen Typen der Sexualität der Ascomyceten geben, sondern müssen in dieser Hinsicht auf die zusammenfassenden Darstellungen von Claüßen (1906), Overton (1906), Lotsy (1907) und anderen verweisen. Hier muß nur als eins der wichtigsten und uns in erster Linie interessierenden Ergebnisse der modernen Ascomycetenforschung angeführt werden, daß nicht nur das Bestehen echter Amphimixis in dieser Pilzgruppe, sondern auch das von Apomixis als sichergestellt gelten muß. Die Zahl der apomiktischen Ascomyceten und Ascolichenen ist sogar wahrscheinlich ziemlich groß. Die wichtigsten der genauer untersuchten Fälle sollen im folgenden kurz zusammengestellt werden, ohne daß übrigens unsere Zusammenstellung auf absolute Vollständigkeit Anspruch machte.

Man kann annehmen, daß das Vorhandensein typischer Sexualität das Ursprüngliche bei den Ascomyceten war, sodaß also diejenigen Formen, bei denen sie heute nicht mehr oder nur in reduzierter Form nachweisbar ist, als abgeleitete zu gelten haben, als Arten also, die nicht von vornherein und jederzeit asexuell waren, die vielmehr die geschlechtliche Fortpflanzung zu gunsten einer apomiktischen Vermehrungsweise eingebüßt haben. Der Grad, bis zu dem dabei bei den verschiedenen Arten die Sexualorgane rudimentär geworden oder ganz verschwunden sind, ist ein sehr verschiedener; man kann eine Stufenleiter aufstellen, in der von Formen, bei denen die Sexualorgane noch anscheinend typisch ausgebildet, aber nicht mehr funktionsfähig sind, bis zu anderen, bei denen sie völlig verschwunden sind, alle Zwischenstufen vorhanden sind. Und es ist zu erwarten, daß die etwa noch vorhandenen Lücken durch die fortschreitende Forschung bald ausgefüllt werden.

Die normale geschlechtliche Fortpflanzung besteht bei den Ascomyceten bekanntlich darin, daß Antheridien und Oogonien (Ascogone, Carpogone) zur Ausbildung kommen, in denen männliche und weibliche Kopulationszellen entstehen; durch deren Vereinigung bildet sich dann das Ascus erzeugende Organ. (Die Kernverschmelzung im jugendlichen Ascus können wir nicht für einen sexuellen Vorgang ansehen; eine ausführliche Begründung dieser Ansicht würde hier zu weit führen. Man vergleiche übrigens Anm. 1, p. 299 ff.) Es ist dabei für uns von nebensächlicher Bedeutung, ob die Antheridien Spermastien enthalten, die Carpogone dementsprechend eine Trichogyne

tragen, oder ob es die Ausbildung eines Befruchtungsschlauches den männlichen Elementen ermöglicht, zum Oogonium zu gelangen. Zu bemerken ist noch, daß die Befruchtungselemente einkernig, aber auch mehrkernig sein können, in welch letzterem Falle die männlichen und weiblichen Kerne entweder je paarweise miteinander verschmelzen oder aber bis auf je einen Kopulationskern degenerieren.

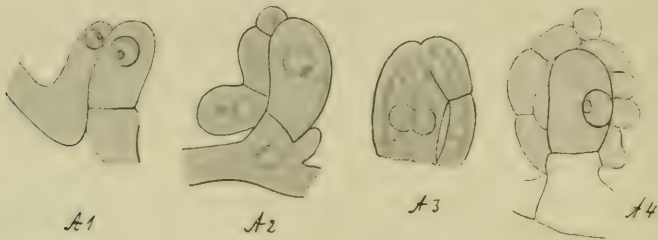


Fig. 5 A. *Sphaerotheca castagnei*. 1. Oogonium und Antheridiumzweig mit je einem Kern. Antheridiumzweig noch nicht vom Mycelfaden abgetrennt. — 2. Antheridiumzelle von der Stielzelle abgetrennt. — 3. Zellwand zwischen Antheridium und Oogonium aufgelöst. Eikern und Antheridiumkern nebeneinander im Oogonium. — 4. Befruchtetes Oogonium mit der ersten Schicht Hüllfäden, die aus der Stielzelle entstanden sind. (Nach Harper 1895, Taf. 39, Fig. 1, 4, 7 und 10.)



Fig. 5 B. *Pyronema confluens*. 1. Antheridium (a) und Ascogon (asc) im Längsschnitt. Die Wand zwischen Antheridium und Trichogyne (tr) ist aufgelöst; die Trichogynkerne als desorganisierte Reste noch erkennbar. p hüßbildende Hyphen. — 2. Die Wand zwischen der Trichogyne (tr) und dem Ascogon (asc) ist aufgelöst; die männlichen Kerne auf der Wanderung zum Ascogon. ah ascogene Hyphen. (Nach Harper 1900, Taf. 19, Fig. 10 und 15.)

Von den apomiktischen Ascomyceten stehen nun den sexuell gebliebenen zweifellos am nächsten solche Arten, bei denen die Sexualorgane noch in typischer Ausbildung vorhanden sind, bei denen es aber nicht mehr zur eigentlichen Kopulation kommt. Hierher gehört

Polystigma rubrum (Pers.) DC, eine auf Prunus-Blättern schmarotzende Hypocreacee. Sie besitzt Carpogone mit Trichogynen und Spermogonien mit Spermarien. „An der Spitze dieser Trichogyne hat man öfters Spermarien kleben sehen, Kopulation wurde aber nie beobachtet. Nach verhältnismäßig langer Zeit sterben die Trichogynen ab und das Ascogon vergrößert seine Zellen, während die Peritheciananlage überhaupt an Größe zunimmt. Dann tritt ein Ruhestadium ein, welches den ganzen Winter anhält. Auf den abgefallenen Blättern bildet im Frühjahr jede Ascogonzelle ascogene Hyphen, welche in üblicher Weise Asci bilden. Hier liegt also Parthenogenese vor“ (Lotsy 1907, p. 424). Wir werden dies Verhalten in der Tat als Parthenogenesis bezeichnen müssen, denn es entsteht ein Sporophyt (ascogene Hyphen und Asci) ohne Befruchtung aus dem Ei: ob aber somatische oder generative Parthenogenesis vorliegt, das läßt sich natürlich erst entscheiden, wenn die Kernverhältnisse durch cytologische Untersuchung genau bekannt geworden sind. Es ist übrigens auch die Möglichkeit im Auge zu behalten, daß eine Art pseudomiktischer Kernverschmelzung eingreift, wie bei der sich hier anschließenden von Fraser (1907) näher studierten *Lachnea* (*Peziza*) *stercorea* Pers. Auch bei diesem Pilz trägt das vielkernige Ascogonium eine Trichogyne, die vier- bis sechszellig ist, und mit deren Endzelle gelegentlich ein ebenfalls mehrkerniges Antheridium verschmilzt. Da aber seine Kerne doch nicht in das Ascogonium gelangen, und überdies die Antheridien häufig nicht gut ausgebildet erscheinen, kann man in diesem Verhalten keinen normalen Sexualvorgang erblicken. Als Ersatz für die ausbleibende Befruchtung verschmelzen nun hier die Ascogonkerne paarweise unter sich, ein Vorgang, der an die von Vuillemin beschriebenen Kernfusionen in den Azygosporen von Entomophthora erinnert (vgl. p. 312), und den wir auch noch bei anderen nicht mehr typisch sexuellen Ascomyceten wiederfinden werden.

Er ist nicht leicht zu deuten. Daß er als Ersatz für die ausbleibende Befruchtung aufzufassen ist, erscheint zwar sicher, und auf den ersten Blick mag es als das Nächstliegende erscheinen, ihn als Parallelvorgang zur Pseudomixis mancher Farne (vgl. p. 351) anzusehen, wie dies auch Fraser (1908, p. 42) tut. Aber die beiden Vorgänge lassen sich doch unseres Erachtens nicht ohne weiteres miteinander vergleichen. Vor allem deshalb nicht, weil sich hier die entscheidenden Vorgänge innerhalb des weiblichen typisch gestalteten Organs abspielen, so daß wie bei der echten Parthenogenesis der Sporophyt aus der unbefruchteten (oder wenigstens nicht durch eine andere Keimzelle befruchteten) Eizelle hervorgeht, während bei der Pseudomixis nur rein vegetative, nicht als Keimzellen differenzierte Elemente beteiligt sind. Reine Parthenogenesis kann indessen auch

nicht vorliegen, da die Kernfusionen doch sicherlich sexueller Natur sind. So sagen denn auch Blackman und Fraser (1905, p. 362) von dem weiblichen Coenogameten der hierhergehörigen Ascomyceten, daß es „possesses a very striking property — the capacity of fertilize itself“. Da der Terminus Autogamie bereits in anderem Sinne verwendet wird, möchte ich vorschlagen, dies Verhalten als Parthenomixis zu bezeichnen. Sie ist nur dort selbstverständlich möglich, wo die Eizelle vielkernig ist, und theoretisch ebenso wie für die weibliche auch für die männliche Keimzelle denkbar, so wie ja auch eine Parthenogenese der Spermazelle möglich und wohl auch hier und da vorhanden ist. Die Parthenomixis ist keine echte Amphimixis, da für diese das Verschmelzen zweier Keimzellen erforderlich ist, und auch keine echte Parthenogenese, da diese ohne Kernfusionen vor sich geht. Aber sie hat, wie auch im Terminus zum Ausdruck kommt, mit beiden Fortpflanzungsarten Gemeinsames: mit der Amphimixis die Kernverschmelzungen, mit der Parthenogenese den Umstand, daß sich die morphologisch typisch gestaltete Eizelle spontan, ohne Einwirkung eines männlichen Elementes zum Sporophyten entwickelt. Nach analogen Vorgängen etwa bei höheren Pflanzen suchen zu wollen, wäre natürlich zwecklos, da die Parthenomixis ein Prozeß sui generis ist, der nur bei Organismen mit mehrkernigen Keimzellen verwirklicht sein kann, und der bei diesen wohl aufgetreten ist, weil eben die paarweise parthenomiktische Kernverschmelzung einen naheliegenden und verhältnismäßig einfachen Weg darstellt, die sonst nur durch amphimiktische oder pseudomiktische Kernverschmelzung erreichbare Verdoppelung der Chromosomenzahl auf den für den Sporophyten normalen Status zu erzielen.

In gewisser Hinsicht läßt sich die Parthenomixis auch als ein Übergangsstadium zur reinen Pseudomixis auffassen. Denn Pseudomixis würde vorliegen, wenn die Zelle des Gametophyten, die als Ausgangspunkt für den Sporophyten dient, und in der die Kernfusionen stattfinden, sich äußerlich in nichts von benachbarten vegetativen Zellen unterscheidet. Phylogenetisch wäre auch sie aber vielleicht als Ascogonzelle aufzufassen. Ein solcher Fall scheint bei *Humaria rutilans* Fries vorzuliegen, die von Fraser (1908) näher untersucht wurde. Hier werden gar keine Sexualorgane mehr ausgebildet, die ascogenen Hyphen gehen vielmehr aus Mycelzellen hervor, in denen sich beim Entwicklungsbeginn zahlreiche Kernverschmelzungen auffinden lassen. Die miteinander fusionierenden Kerne entstammen aber nicht ausschließlich derselben von Anbeginn an multinukleären Mycelzelle, sondern gelegentlich auch einer Nachbarzelle, aus der sie übergewandert sind. Das ist also echte Pseudomixis im Sinne unserer Definition, und für die Auffassung, daß Parthenomixis dann, wenn das Ascogon auch äußerlich den Charakter

einer weiblichen Sexualzelle völlig verliert, in *Pseudomixis* übergehen kann, spricht es gewiß, daß sich in der gleichen Gattung *Humaria* eine andere Art findet. *Humaria granulata*, die noch typisch parthenomiktisch ist (Blackman und Fraser 1905, vgl. p. 322).

Es ist wahrscheinlich, daß sich von den Ascomyceten, bei denen sich die Bildung der ascogenen Hyphen nicht auf Sexualorgane zurückführen läßt, eine große Anzahl ebenso wie *Humaria rutilans* verhält, also pseudomiktisch ist. Möglich ist aber natürlich auch, daß Apogamie vorliegt, daß also die Entstehung des Sporophyten — als solcher ist die Summe der ascogenen Hyphen ja stets aufzufassen, ganz gleichgültig, welche Chromosomenzahl ihre Kerne führen — einfach dadurch vor sich geht, daß eine vegetative Mycelzelle des Gametophyten ohne Kernverschmelzungen irgendwelcher Art zur ascogenen Hyphe wird. Propagation kann das natürlich nicht sein, da diese ja stets die gleichnamige Generation liefert. Ob nun *Pseudomixis* oder Apogamie bei diesen Ascomyceten ohne Sexualorgane vorliegt, kann natürlich in jedem einzelnen Falle nur die cytologische Untersuchung entscheiden. *Claviceps*, *Cordiceps*, *Nectria*, *Pleospora*, *Teichospora*, *Teichosporella*, *Usnea*, *Xylaria* und viele andere Arten wären hier als der näheren Untersuchung bedürftig zu nennen.

Die nächste Stufe der Reduktion ist die, daß zwar noch Antheridien und Carpogone entstehen, daß den letzteren aber die Trichogyne fehlt. Dieser Fall scheint besonders unter den flechtenbildenden Ascomyceten verbreitet zu sein, wie zuerst von Fünfstück (1884) gefunden wurde. Seine Ergebnisse sind von Baur (1904) bestätigt worden. Darnach finden sich bei den Flechtengattungen *Peltigera*, *Peltidea*, und *Nephroma* Spermatien und auch Carpogone, aber die letzteren tragen keine Trichogyne, und die ascogenen Hyphen entstehen also ohne Mitwirkung der männlichen Elemente. Übrigens stellt *Nephroma* schon einen Übergang dar zu der nächsten Gruppe, indem bei ihr die Spermatienentwicklung schon unnormal verläuft. Das ist zwar bei *Peltigera* nicht der Fall, doch können hier die an sich nicht sehr zahlreichen Spermatien auch abgesehen vom Fehlen der Trichogyne nichts mit der Befruchtung zu tun haben, da bei dieser Gattung die Rinde bis zur Bildung der Asci über dem Apothecium geschlossen bleibt. Einzelheiten hinsichtlich der Kernverhältnisse sind auch hier noch völlig unbekannt.

Als letzte Gruppe von Ascomyceten mit reduzierten Sexualorganen sind schließlich diejenigen Formen zusammenzufassen, bei denen die männlichen Organe völlig geschwunden und nur noch Ascogone vorhanden sind. Hier ist zunächst *Thelebolus stercoreus* Tode zu nennen, bei dem Ramlow (1906) konstatierte, daß Antheridien völlig fehlen, so daß also von einer normalen Befruchtung keine Rede sein kann. Das junge Ascogon ist wie die vegetativen Zellen des Mycels ein-

kernig, sein Kern teilt sich mehrfach, bis das Ascogon achtkernig ist, und dann tritt durch Querwandbildung eine Einteilung des Ascogons in Zellen ein, derart, daß eine von diesen Zellen zweikernig wird. Aus ihr entwickelt sich der Ascus. Man muß dieses Verhalten wohl, wie das auch Lotsy (1907, p. 577) tut, als Parthenogenesis auffassen; fraglich bleibt aber, da Chromosomenzählungen nicht vorgenommen wurden und bei der Kleinheit der Kerne auch sehr schwer exakt anzustellen sein dürften, ob generative oder somatische Parthenogenesis vorliegt.

Die zweite genauer untersuchte Form, die in diese Gruppe gehört, ist *Humaria granulata* Quél., die von Blackman und Fraser (1905) untersucht worden ist. Sie ist ebenfalls durchaus antheridienlos, und trotzdem bildet ihr Ascogon regelmäßig ascogene Hyphen. Alle Zellen dieses Discomyceten, also auch das Ascogonium, sind vielkernig, und da in dem jugendlichen Ascogonium Kernverschmelzungen beobachtet wurden, so haben wir es hier mit Parthenomixis in dem früher gekennzeichneten Sinne (vgl. p. 320) zu tun.

Sehr wahrscheinlich wird sich bei fortschreitender Untersuchung die Zahl der sich an die besprochenen Arten anreihenden Formen noch sehr vermehren: bisher sind, soviel ich sehe, die einigermaßen genau untersuchten Species mit den von uns behandelten erschöpft. Groß ist, wie man sieht, und wie begreiflich ist, ihre Zahl noch nicht. Wir haben sie aus rein äußeren Zweckmäßigkeitsgründen eingeteilt in Gruppen je nach dem Grade der Reduktion, in dem sich die nicht mehr normal funktionierenden Sexualorgane befinden, und hätten nun als letzte Gruppe mit der weitestgehenden Reduktion diejenigen Arten zu besprechen, bei denen überhaupt keine Sexualorgane mehr zur Ausbildung kommen. Wir haben diese indessen schon im Anschluß an *Humaria rutilans* angeführt (vgl. p. 321), und da ausführlichere Untersuchungen über sie, die eine genaue Rubrizierung ermöglichen, noch ausstehen, so sei nur kurz darauf hingewiesen, daß in dieser Gruppe selbstverständlich Parthenogenesis und Parthenomixis ausgeschlossen sind und nur entweder Pseudomixis oder Apogamie möglich sind.

Ehe wir die Ascomyceten verlassen, müssen wir noch kurz auf die Spermatienkeimung eingehen, da sie vielleicht als „männliche Parthenogenesis“ anzusehen ist. Es gelang bekanntlich Moeller (1887 und 1888), die Spermatien einiger Flechten (Arten von *Buellia*, *Opegrapha*, *Calicium* und *Collema*) in Nährlösung zum Keimen zu bringen. Er schloß daraus, daß sie nicht als männliche Keimzellen, sondern als Pyknosporen zu bezeichnen wären. Aber dieser Schluß ist durchaus nicht zwingend.

Denn erstens ist, worauf Baur (1901, p. 329) mit Recht hinweist, das kümmerliche Auswachsen der *Collema*-Spermatien zu einem kurzen

verzweigten Schlauche kaum als Keimen zu bezeichnen, zweitens und vor allem aber beweist, wie schon mehrfach bemerkt wurde, das Keimen eines Spermatiums zu einem anscheinend normalen Thallus nichts gegen die Keimzellnatur des betreffenden Spermatiums, sondern tut höchstens seine Befähigung zu parthenogenetischer Entwicklung dar. Diejenigen Ascomyceten-Spermatien, die unter gewissen Kulturbedingungen für sich zu einem Thallus auswachsen können, würden also Beispiele für die Möglichkeit einer Parthenogenesis auch der männlichen Keimzelle liefern, wie sie z. B. bei *Ectocarpus* unter den Algen vorhanden ist. Die Untersuchungen darüber verdienten wohl, bei der Seltenheit und der theoretischen Wichtigkeit der Erscheinung, neu aufgenommen zu werden. —

Was nun endlich die Basidiomyceten anbelangt, so sind die Verhältnisse bei ihnen doch noch zu wenig geklärt, um eine einigermaßen sichere Deutung der bei ihnen vorkommenden Kernverschmelzungen zu erlauben. Am wahrscheinlichsten erscheint es bei dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse wohl, daß sie als Pseudomixis anzusehen ist. Doch soll, ehe nicht mehr Formen genau untersucht sind, hier auf eine nähere Diskussion verzichtet und auf die Erörterungen von Lotsy (1907, p. 628 ff.) verwiesen werden.

C. Moose.

Unter den Bryophyten sind bisher noch keine Fälle von Parthenogenesis und Apogamie sichergestellt worden. Die einzige mir bekannt gewordene Angabe, die sich auf die Parthenogenesis der

Lebermoose

bezieht, rührt von Dachnowski (1907, p. 283) her, der zunächst für *Marchantia polymorpha* erwies, daß natürliche, spontane Parthenogenesis bei ihr nicht vorkommt. Über seine Versuche, bei dieser Species experimentell künstliche Parthenogenesis hervorzurufen, berichtet er: „In vereinzeltten Fällen wurde diese Form der ungeschlechtlichen Vermehrung bis zu einem gewissen Stadium künstlich erzeugt. Doch die bisherigen Beobachtungen sind so zweifelhaft, die Einwirkung der benutzten Nährlösungen war so verschieden, daß die Vermehrung durch natürliche Parthenogenese noch nicht konstatiert ist.“

Bei *Anthoceros laevis* hat Lang (1901) Anfänge einer aposporen Entstehung von Gametophyten aus Sporogonzellen beobachtet. Da Aposporie und Apogamie oder Parthenogenesis häufig miteinander verknüpft sind, wäre es nicht undenkbar, daß die Fortsetzung solcher Versuche zur Entdeckung einer der beiden Apomixis-Arten auch bei Lebermoosen führen könnte.

Laubmoose.

Für Laubmoose liegt die folgende Angabe von Kerner (1891, p. 460) vor:

„Bei den Moosen ist Parthenogenese eine nichts weniger als seltene Erscheinung Es gibt mehrere Arten, von welchen in einer bestimmten Gegend nur Exemplare mit Fruchtanlagen, in einer anderen, und zwar oft Hunderte von Meilen entfernt, nur Exemplare mit Antheridien, vorkommen. Solche Arten sind z. B. *Paludella squarrosa*, welches Moos in Nordtirol nur mit Antheridien, in Böhmen nur mit Fruchtanlagen vorkommt, *Grimmia Hartmanni*, welches man in den Alpen mit Antheridien, in den Karpathen mit Fruchtanlagen findet. *Neckera Besseri*, *Aulacomium turgidum*, *Bryum alpinum* und *Ducalii*, *Didymodon ruber*, *Barbula recurvifolia*, *Amphoridium Mougotii*, *Mnium insigne*, *Pterogonium gracile*, *Hypnum rugosum*, *Thuidium abietinum* sind noch einige weitere Beispiele, die hier eingehender zu behandeln der Raum nicht gestattet. Es ist unmöglich, daß die Fruchtanlage eines in den Karpathen wachsenden Moosrasens durch die Spermatozoiden aus den Antheridien eines in den Alpen wachsenden Moosrasens befruchtet werde, und wenn daher dennoch Früchte aus den Fruchtanlagen hervorgehen, so kann das nur auf dem Wege der Parthenogenese geschehen. Allerdings sind bei allen obengenannten Moosen reife Früchte selten; aber genug an dem, sie kommen vor und zwar unter Verhältnissen, wo mit Bestimmtheit gesagt werden kann, daß eine Befruchtung nicht vorhergegangen ist.“

Diese Angaben von Kerner, die er unverändert auch in die zweite, 1896 erschienene Auflage seines Werkes übernommen hat, können aber nicht als genügend begründet angesehen werden. Es ist zunächst nicht ausgeschlossen, daß selbst bei Arten mit lokal getrennten Geschlechtern regelrechte Befruchtung erfolgen kann, da Insekten als Überträger von Spermatozoiden dienen können (Ruhland 1900, p. 219). Ferner ist bei Laubmoosen wie bei höheren Pflanzen „das Auftreten einzelner Zwitterblüten bei ein- oder zweihäusigen Arten gar nicht selten“ (Limpricht 1890, p. 37), und es müßte also, ehe von den citierten Arten mit Sicherheit behauptet werden könne, sie seien unter Umständen parthenogenetisch, erst sicher nachgewiesen sein, daß bei ihnen Zwitterblüten niemals vorkommen. Ihr verhältnismäßig sehr seltenes Fruktifizieren spricht aber gerade dafür, daß dies doch der Fall ist. Beweisend würden unter allen Umständen erst sorgfältig ausgeführte Kulturversuche sein, und solange solche mit positivem Erfolg nicht vorliegen, müssen trotz Kerner's Angaben die Laubmoose bis auf weiteres für Gewächse gelten, bei denen weder habituelle noch fakultative Parthenogenese vorkommt. Auch Apogamie, also das Entstehen eines Sporogons aus

irgendeiner vegetativen Zelle des beblätterten Moospflänzchens, ist nie beobachtet worden.

Näher zu untersuchen ist noch das Verhalten apospor entstandener Laubmoose.

Durch Pringsheim (1878) und Stahl (1876) wurde gezeigt, daß isolierte Sporophytenfragmente verschiedener Laubmoose (*Hypnum serpens* und *cupressiforme*, sowie *Bryum caespitosum* nach Pringsheim, *Ceratodon purpureus* nach Stahl) aus vegetativen Zellen des Sporophytengewebes Protonema bilden können, an dem in der üblichen Weise beblätterte Moospflänzchen, also Gametophyten entstehen. Da sie von diploidchromosomigen Mutterzellen abstammen, so erhebt sich die Frage, ob bei ihrer Anlage oder im Verlaufe ihrer Entwicklung vor der Bildung der Keimzellen eine Reduktionsteilung eingeschoben wird, oder ob sie durchgehends in allen Zellen, also auch in Ei und Spermatozoiden, die diploide Chromosomenzahl beibehalten. Nach den Befunden von Farmer und Digby (1907) bei aposporen Farnen ist die letztere Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen.

Durch die neuen Untersuchungen von El. und Em. Marchal (1907) wird es sogar wahrscheinlich, daß die apospor entstandenen Moos-Gametophyten in ihren Zellen Kerne mit der unreduzierten Chromosomenzahl führen. Den beiden genannten Autoren gelang es zum ersten Male, apospor entstandene Moospflänzchen bis zur Geschlechtsreife aufzuziehen. Schon Correns (1899) hatte als erster nach Pringsheim und Stahl das versucht, bei Experimenten mit zahlreichen Moosen aber nur aus Seten von *Amblystegium serpens* Protonema und an diesem Pflänzchen erhalten, über deren weiteres Verhalten er aber keine Angaben macht. Ebenso wenig gibt Brizi (1892) Näheres an über die an sporophytenbürtigem Protonema entstandenen Moospflänzchen, die er an einer atrophischen Kapsel von *Funaria hygrometrica* am natürlichen Standorte beobachtete. El. und Em. Marchal gelang es nun, unter gewissen Kulturbedingungen eine ganze Reihe von Laubmoosen zur Aposporie zu veranlassen (*Amblystegium serpens* Sch. und *A. subtile* Sch.; *Barbula convoluta* Hedw. und *B. muralis* Timm.; *Bartramia pomiformis* Hedw.; *Brachythecium rutabulum* Sch.; *Bryum argenteum* L., *B. caespitium* L. und *B. capillare* L.; *Dicranoweisia cirrata* Sch.; *Funaria hygrometrica* Hedw.; *Mnium hornum* L.; *Plagiothecium denticulatum* Brid.; *Pohlia nutans* Lindb.).

Ausführlich beschrieben werden die Versuche für *Bryum caespitium*, *B. argenteum* und *Mnium hornum*, und es geht daraus hervor, daß bei diesen an sich streng diöcischen Moosen die apospor aus Seten oder zerschnittenen Kapseln durch Vermittlung von Protonema hervorgegangenen Gametophyten hermaphrodit waren. Bei asexueller Vermehrung dieser Pflänzchen durch Stecklinge wird die bisexuelle

Form beibehalten. Ob nun hier die Spermatozoen und die Eier auch diploid sind, und ob inzwischen eine Verschmelzung erfolgt und möglich ist, oder ob etwa schon bei dem Beginne der aposporen Regeneration eine Reduktionsteilung stattfindet, ist noch näher zu untersuchen. Doch spricht die Bisexualität der Blüten sicherlich für das Vorhandensein der diploiden Chromosomenzahl. Auch die Eier würden dann also diploid sein, und damit wären sie nach der Ansicht von Strasburger entwicklungsfähig, und man müßte erwarten, daß sie sich parthenogenetisch zu Sporophyten entwickelten. Nach den Berichten von Marchal, soweit sie bisher vorliegen, scheint das aber nicht der Fall zu sein. Man wird jedenfalls von dem Fortgange dieser Untersuchungen wichtige Aufschlüsse über manche der uns hier speziell interessierenden Fragen erwarten dürfen.

D. Farne.

Seit Farlow (1874) zum ersten Male nachwies, daß bei einem Farn (*Pteris cretica*) die Keimpflanze an dem Prothallium nicht aus der befruchteten Eizelle, sondern durch vegetative Sprossung entsteht, wurde dieser von de Bary (1879) Apogamie genannte Vorgang oft untersucht und sein Vorkommen bei zahlreichen Farnen festgestellt. (Man vergleiche die Zusammenstellungen bei Sadebeck (1898, p. 34), Drury (1900, p. 200) u. A.) Aber erst die neuesten Untersuchungen haben mit Hilfe der cytologischen Methoden festgestellt, daß die „Apogamie“ der Farne kein einheitlicher, bei allen Farnen in gleicher Weise vor sich gehender Prozeß ist, sondern daß sie mehrere nicht unwesentlich voneinander verschiedene und daher auch voneinander zu unterscheidende Vorgänge umfaßt.

Wenn die Keimpflanze am Prothallium bei irgendeinem Farn nicht wie üblich aus der befruchteten Eizelle hervorgeht, so sind theoretisch drei Möglichkeiten andersartiger Entstehung denkbar: erstens könnte sie aus der unbefruchteten Eizelle sich entwickeln, was Parthenogenesis wäre; zweitens aus einer oder mehreren normalen Prothalliumzellen durch unmittelbares Aussprossen, was Apogamie wäre; und drittens durch das Aussprossen von Prothalliumzellen, deren Kerne je mit einem aus der Nachbarzelle herübergewanderten Kern verschmolzen sind, was Pseudomixis wäre. Alle drei Fälle kommen vor; welcher von ihnen jeweils vorliegt, kann im allgemeinen für jeden einzelnen Fall nur durch die cytologische Untersuchung entschieden werden. Der so genau untersuchten Fälle sind es aber begreiflicherweise vorerst nur wenige, und diese werden im folgenden Kapitel an den ihnen gemäß unseren Definitionen zukommenden Stellen Erwähnung finden.

Hier sei nur von der großen Schar von Farnen, deren „Apogamie“ bekannt, aber noch in den Einzelheiten näher zu erforschen ist, bemerkt, daß echte Parthenogenesis kaum oder nur selten vorkommen dürfte; meistens dürfte es sich um Pseudomixis oder somatische resp. generative Apogamie handeln. Das ist insofern von theoretischer Bedeutung, als der Umstand, daß die Eizelle so selten zur apomiktischen Embryobildung herangezogen wird, darauf hinweist, daß zwischen ihr und den anderen Prothalliumzellen trotz der in ihnen allen gleichen Chromosomenzahl wesentliche Unterschiede bestehen, eine Schlußfolgerung, auf die wir später zurückkommen werden.

Über die Ursachen der apogamen oder pseudomiktischen Keimpflanzenbildung an Farnprothallien ist noch nichts Sicheres bekannt. Es ist nicht unmöglich, daß äußere Faktoren in manchen Fällen eine Rolle dabei spielen; in vielen anderen Fällen aber ist die Apogamie oder Pseudomixis zweifellos habituell und tritt unter allen Umständen ein. Auch direkte korrelative Beziehungen zum Ausbleiben der Befruchtung, etwa derart, daß beim Nichtstattfinden der Befruchtung als Ersatz auch bei sonst sexuellen Arten Apogamie oder Pseudomixis einträte, sind offenbar nicht vorhanden: werden die Eier in den Archegonien eines Farnes alle nicht befruchtet, so geht das ganze Prothallium zugrunde oder bildet höchstens propagative Wucherungen, wie z. B. bei *Pilularia* von Arcangeli (1876) experimentell festgestellt wurde.

Daß auch bei Eusporangiaten vielleicht Apogamie vorkommen kann, läßt sich auf Grund einer Beobachtung von Jeffrey (1896, p. 284) an *Botrychium virginianum* vermuten.

Die zuerst von Göbel (1879) beobachtete „Apogamie“ bei *Isoetes* ist ein reiner Propagationsvorgang: es handelt sich um blattbürtige Adventivsprosse des Sporophyten, die an derselben Stelle entspringen, wo sonst die Sporangien entstehen, und die unmittelbar wieder Sporophytenpflänzchen liefern.

E. Gymnospermen.

Die früheren Angaben über Parthenogenesis bei Cycadeen haben sich alle als irrtümlich erwiesen. Veranlaßt war der Irrtum durch ein bei manchen Cycadeen (z. B. *Encephalartos*, *Ceratozamia* u. a.) stark ausgebildetes Fruchtungsvermögen. Man vergleiche über die ganze Frage vor allem Regel (1859, p. 30 ff.).

Von den Coniferen kann man wohl auf Grund der sehr zahlreichen über sie vorhandenen Untersuchungen und Beobachtungen behaupten, daß sie ausnahmslos befruchtungsbedürftig und wahrscheinlich auch nicht zu fakultativer Parthenogenesis oder Apogamie be-

fähigt sind. Die einzige mir bekannte gegenteilige Angabe bezieht sich auf *Taxus baccata*, von dem Kirchner (1904a, p. 78) angibt: „Die Eibe besitzt ein Fruchtungsvermögen, das bisher noch nicht bemerkt zu sein scheint, sich aber an einem in der Nähe von Sigmaringen, zwischen Bingen und Billafingen, ganz isoliert stehenden weiblichen Baume alljährlich beobachten läßt. Ein kleiner Teil der Samenanlagen dieses Baumes wächst ohne Bestäubung zu tauben Samen heran, welche keinen Samenmantel besitzen, die Gestalt einer vergrößerten Samenanlage zeigen, 4—5 mm dick, und mit einer festen braunen Samenschale versehen sind, aber inwendig nur einige hautartig zusammengetrocknete Gewebereste aufweisen; andere entwickeln einen Samenmantel und enthalten ein Nährgewebe, bisweilen sogar einen verkümmerten Embryo.“¹⁾ Das wären also Ansätze zu echter Parthenogenesis. Jedenfalls aber sind nicht alle weiblichen Eiben dazu befähigt, da mir selbst mehrere ebenfalls völlig isoliert stehende weibliche Stöcke bekannt sind, die die von Kirchner beobachtete Erscheinung niemals zeigen.

Für die Gnetaceen endlich liegt eine Angabe von Lotsy (1903) vor, wonach bei *Gnetum ula* Brongn. Parthenogenesis wahrscheinlich ist. Lotsy gründet seine Vermutung darauf, daß die Zahl der Embryonen, die zunächst — später entwickelt sich vermutlich nur einer bis zur Reife — bei *Gnetum ula* entstehen, sehr groß ist. Würden nun alle diese Embryonen infolge je eines Befruchtungsvorganges entstehen, so müßte die Zahl der eingedrungenen Pollenschläuche eine sehr hohe sein. Es gelang aber nie, auch nur einen einzigen Pollenschlauch zu sehen. Natürlich bedarf diese Angabe, ehe sie als gesichert gelten kann, noch einer eingehenderen Nachprüfung. Bei *Gnetum gnemon* ist jedenfalls Befruchtung notwendig, woraus freilich keine Rückschlüsse auf *Gnetum ula* zu ziehen sind, da sich in dieser Hinsicht ja auch sonst nahe verwandte Arten durchaus verschieden verhalten (*Thalictrum*, *Antennaria*).

F. Angiospermen.²⁾

Monocotyledonen.

Pandanaceae.

Pandanus. Über eine vielleicht bei *Pandanus* vorhandene Parthenogenesis äußert sich der letzte Monograph der Gattung, Warburg (1900, p. 17) folgendermaßen: „Es sollen übrigens die

¹⁾ Von mir gesperrt. W.

²⁾ In der Anordnung der Familien folge ich Engler (1904).

Früchte von *Pandanus dubius* nach Kurz auch parthenogenetisch vollständig keimfähige Samen erzeugen, und Solms hält es auch bei anderen Arten für wahrscheinlich, daß adventive Embryonen erzeugt werden; bei *P. pygmaeus* glaubt er vielleicht darauf hindeutende Erscheinungen beobachtet zu haben.“

Da letztere Art nicht selten in Gewächshäusern kultiviert wird, wird hoffentlich die wünschenswerte nähere Untersuchung nicht lange auf sich warten lassen. Auch in Buitenzorg würde sich unschwer an verschiedenen Species die Sache entscheiden lassen. Es ist dabei aber zu beachten, daß manche Pandanus-Arten, so z. B. *P. furcatus* nach Carrière (1881) weitgehend parthenokarp sind.

Triuridaceae.

Sciaphila. Wie Poulsen (1906) vermutet, bildet sich bei *Sciaphila nana* Bl. der Keim ohne Befruchtung, da Pollenschläuche in den Eiern, keimende Pollenkörner auf den Narben und leitendes Zellgewebe im Griffel fehlen. (Da mir die Arbeit im Original unzugänglich ist, citiere ich nach einem kurzen Referat in Engler's Jahrb., Bd. 38, 1907, Literatur, p. 49.)

Araceae.

In seinen cytologischen Studien über die Fortpflanzungsverhältnisse der Araceen macht Campbell (1905) darauf aufmerksam, daß die Struktur des Embryosackes bei den Araceen in vielen Fällen von dem typischen Verhalten der Angiospermen abweicht. Gesunde Pollenkörner sind selten, Befruchtungsstadien lassen sich nur sehr schwierig auffinden, und doch werden in sehr vielen Fällen gute Samen ausgebildet. Es mag also vielleicht hier und da Parthenogenesis oder Apogamie vorliegen.

Bromeliaceae.

Billbergia. Für *Billbergia vittata* Brongn. führt Focke (1881, p. 526) einen typischen Fall von Pseudogamie an. Diese Art, „die im Gewächshause spontan keine Samen bringt, wurde erfolgreich mit Pollen von *B. pallescens* C. Koch bestäubt. Aus den erhaltenen Samen ging aber kein Bastard, sondern einfach die *B. vittata* hervor. Belg. hort. 1875, p. 120“.

Liliaceae.

Dasyllirion. Das mexikanische *Dasyllirion acrotrichum* Zucc. blühte in einem rein weiblichen Exemplar 1904 zum ersten Male im Utrechter botanischen Garten, wobei von Went und Blaauw (1905)

beobachtet wurde, daß, obwohl männliche Blüten sicher nicht vorhanden waren, die Fruchtknoten von 10—40 Proz. der Blüten zu schwellen begannen. Da auch in den angeschwollenen Fruchtknoten sich je eins der drei Ovula vergrößerte, wurde auf Apomixis untersucht. Als Resultat ergab sich, daß in drei Ovulis an dem Mikropylenende der Makrospore im Desorganisieren begriffene Zellkörper vorhanden waren, die Went und Blaauw als Embryonen deuten möchten. Endosperm fand sich in diesen embryoführenden Makrosporen nicht, dagegen wurde es in zehn anderen Ovulis im Embryosack in verschiedenen Entwicklungsstadien gefunden; in diesen endospermerfüllten Makrosporen fehlte nun aber der Embryo. Näheres ließ sich bisher wegen Materialmangel nicht feststellen. Es kann übrigens nicht als ausgeschlossen bezeichnet werden, daß wir es hier auch nur mit einem Ansatz zur Adventivembryobildung zu tun haben, wie sie innerhalb der Familie der Liliaceen bekanntlich bei *Hosta coerulea* und *Nothoscordum fragrans* besteht (Strasburger 1878) und nach Furlani (1905) auch bei *Colchicum autumnale* L. vorkommen soll. Nur ist freilich zu bedenken, daß bei *Hosta* wie bei *Nothoscordum* die Bestäubung und Befruchtung des Eies zur Auslösung der Adventivembryobildung erforderlich sind.¹⁾

Lilium. Focke (1881, p. 526) führt verschiedene Fälle von „Pseudogamie“ innerhalb der Gattung *Lilium* an, d. h. des Entstehens von Nachkommen mit rein mütterlichen Eigenschaften infolge einer Bastardierung, das nach Focke auf einer Auslösung von Parthenogenese durch die Fremdbestäubung beruht. Auf Grund neuerer Erfahrungen ist nun zwar auch eine andere Deutung des Verhaltens dieser „einseitigen Bastarde“ (de Vries 1903, p. 30) möglich; doch sei der Vollständigkeit wegen die Angabe Focke's hier wiedergegeben:

„*Lilium superbum* Lam. wurde von Fr. Parkman mit Pollen von acht anderen Arten bestäubt, nachdem die Blumen in der Knospe castrirt waren. Es entstanden wohlgebildete Früchte, in welchen bald keimfähige Samen in größerer oder geringerer Zahl vorhanden waren, bald nicht. Aus den Samen wurde reines *L. superbum* Lam. erhalten. Gard. Chron. (new ser.) IX, p. 19. — Das typische *L. longiflorum* Thbg. bringt in Amerika fast niemals Früchte, wohl aber die var. *takesima*. Durch Bestäubung dieser Varietät mit Pollen von *L. speciosum* Thbg. und *L. auratum* Lindl. wurden von Fr. Parkman Früchte mit Samen erhalten, aus denen die mütterliche Stamm-pflanze hervorging, aber mit kleinen verbildeten, braunen (statt gelben) Antheren. Gard. Chron. (new ser.) IX, p. 19. — *L. speciosum* Thbg. ♀

¹⁾ Die Pflanze blühte im Winter 1907/8 im Tübinger botanischen Garten. Bei der Untersuchung zahlreicher Blüten fand ich aber nur weitgehende Parthenokarpie: die Samenknospen vertrockneten ausnahmslos nach vorübergehender Schwellung.

✕ *auratum* Lindl. ♂ brachte wenig Samen, aus denen Fr. Parkman jedoch 50 Pflanzen erzog. Darunter war ein wirklicher Bastard; die anderen Exemplare unterschieden sich nur durch gefleckte Stengel und geringere Fruchtbarkeit von *L. speciosum*. Wieder mit Pollen von *L. auratum* befruchtet, lieferten sie acht bis zehn Pflanzen, darunter nur einen Bastard. Gard. Chron. l. c.; Asa Gray in Amer. Journ., 3. ser. XV, p. 151.“

Amaryllidaceae.

Hippeastrum. Bei verschiedenen Arten der Gattung *Hippeastrum* soll nach einer Mitteilung von Bonavia (1890), der wohl wenig Gewicht beizulegen ist, Parthenogenesis vorkommen.

Hymenocallis. Focke (1881, p. 526) erwähnt einen Fall von Pseudogamie bei *Hymenocallis amoena* Hrbt. var. *princeps* Hrbt., der aber auf so ungenügenden Angaben beruht, daß wir ihn übergehen wollen.

Zephyranthes. Bei *Zephyranthes* sollen nach Worsley (1906) „faux hybrides“ möglich sein, da er „in den Nachkommen einer Kreuzung von ♂ *Hippeastrum* mit ♀ *Habranthus* oder *Zephyranthes* bei 30 Kreuzungen in sieben Generationen nie einen Einfluß des Vaters sah“ (Tischler 1908, p. 109, Anm. 1).

Orchidaceae.

Die Orchideen gehören zu den Familien, bei denen „faux hybrides“ im Sinne Millardet's vorkommen, Bastarde also, die in allen ihren Eigenschaften durchaus nur dem einen Elter gleichen. Da nun für diese eine durch die Bestäubung ausgelöste Parthenogenesis als Erklärung der ausschließlichen Ähnlichkeit mit der Mutter angenommen worden ist, müssen wir die falschen Hybriden an dieser Stelle erwähnen. Es war Hurst (1899, p. 55), der als erster¹⁾ die Hypothese aufstellte, der ausschließliche Besitz rein mütterlicher Eigenschaften bei diesen Pflanzen sei „the result of a kind of parthenogenesis, the pollen probably not having the power to fertilise the egg-cells in the ordinary way, but exerting sufficient influence to cause them to start growth“. Die für die Orchideen vorliegenden Tatsachen werden von Hurst (1903, p. 227) folgendermaßen zusammengefaßt:

Es handelt sich dabei fast ausschließlich um „the various crosses that have been attempted by expert hybridists at different times and

¹⁾ Es muß übrigens darauf hingewiesen werden, daß bereits 1890 R. A. Rolfe (Gard. Chron., 3. Ser., Bd. 8, p. 361) angesichts der Tatsache, daß die Kreuzung von *Zygopetalum Mackayi* ♀ mit *Odontoglossum spec.* ♂ reine *Zygopetalum*-Nachkommen-schaft ergab, die Hypothese aussprach, es möge wohl durch die Bestäubung parthenogenetische Entwicklung des *Zygopetalum*-Eies ausgelöst werden.

in different countries, between *Zygopetalum* and several more or less remote genera, with the result that all the offspring have proved to be *Zygopetalum* pure and simple. Altogether more than 400 seedlings have been raised. The seed-parent in each case was *Zygopetalum Mackayi* (the reserve crosses being unsuccessful). The pollen used was from *Odontoglossum Pescatorei*, *O. crispum*, *O. grande*, *O. bictonense*, *Oncidium tigrinum*, *Lycaste Skinneri*, *Laelia anceps*, *Calanthe vestita* and *Vanda caerulea*. All the 400 seedlings raised from these matings proved to be exactly like the seed-parent, *Z. Mackayi*. It is interesting to note, however, that the individuals raised from the same capsule varied in size and colour of the flowers in the same way that the seed-parent species does in its native habitat.

In other words, the „false hybrids“ behaved just as if they had been raised from self-fertilised seeds; but, as I showed in 1898, self-fertilisation, direct or indirect, was impossible in these cases, as the pollinia of the seed-parents were all carefully removed, before the crosses were made. Apart from this, too, the peculiar structure of these Orchids makes self-fertilisation impracticable, as Darwin has well shown. Nor is it apparently a case of Mendelian dominance, for in the second generation (F₂) the characters of the seed-parent are again repeated pure and simple, even when the „false hybrid“ is re-mated with the supposed recessive. This experiment was carried out by Mr. McWilliam, by re-mating one of the F₁ „false hybrids“ (*Z. Mackayi* ♀ × *L. anceps*) with pollen of *L. anceps alba*, and the result was still *Z. Mackayi* pure and simple.

It seems clear, therefore, that we have in these *Zygopetalum* seedlings, „false hybrids“, comparable to the original ones of Millardet (1894) in *Fragaria*. It may be noted that all the „false hybrids“ in Orchids so far are maternal in all characters, as were the majority of Millardet's, and also Bateson and Saunder's *Matthiola*. Other experiments, however, show that „false hybrids“ may occur that are paternal in all characters, as in a few of Millardet's *Fragaria* and de Vries *Oenothera*.

Whether all these types of „false hybrids“ have a common explanation is difficult to say, but so far as the *Zygopetalum* series is concerned, in 1900 I suggested that the stimulus of fertilisation might induce a kind of parthenogenesis, without actual union of the sexual elements, causing the „false hybrids“ to resemble the seed-parent in all characters“.

Diese Ansicht von Hurst, die ja in der Tat eine sehr nahe-liegende und plausible Erklärung für das eigentümliche Verhalten der *Zygopetalum*-„Bastarde“ darstellt, und die auch von vielen anderen Forschern geteilt wird, bedarf natürlich noch der Bestätigung durch die cytologische Untersuchung, die sehr erwünscht wäre. Was sie

ergeben wird, läßt sich nicht voraussagen, da hier verschiedene Möglichkeiten denkbar sind.

Es wäre nämlich erstens denkbar, daß durch die Bestäubung, ähnlich etwa wie bei *Citrus*, nur Adventivembryobildung ausgelöst würde. Zweitens wäre möglich, daß in der Tat durch die Bestäubung das Ei, ohne daß irgendwie eine sexuelle Verschmelzung stattfände, zur Entwicklung angeregt würde; dann läge der Hypothese Hurst's entsprechend Parthenogenesis vor, und es wäre in diesem Falle besonders wichtig, die Zahlenverhältnisse der Chromosomen genau festzustellen. Drittens endlich wäre aber auch nicht ausgeschlossen, daß eine äußerlich durchaus normal erscheinende Verschmelzung der beiden Keimzellen vor sich ginge, so daß die Kerne des falschen Hybriden zur Hälfte mütterliche, zur Hälfte väterliche Chromosomen besäßen, ohne daß aber die väterlichen Chromosomen ihre Eigenschaften zur Geltung bringen könnten. Die letztere Möglichkeit ist auf Grund der Ergebnisse von Godlewski jun. (1906) bei seinen Bastardierungsversuchen zwischen Echiniden und Crinoiden in Betracht zu ziehen, durch die Bastardlarven mit rein mütterlichen Charakteren erhalten wurden, obwohl die Verschmelzung der beiden Keimzellen und ihrer Kerne in typischer Weise erfolgt war und sich auch die Furchungskerne durchaus normal verhielten.

Der wichtige Versuch von Mc William zeigt jedenfalls, daß zum mindesten die falschen Zygopetalum-Hybriden nicht durch die einfache Annahme zu erklären sind, daß bei ihnen einfach sämtliche mütterlichen Anlagen dominierend, sämtliche väterlichen rezessiv seien. So bleibt nur eine der drei eben erörterten Erklärungsmöglichkeiten übrig, von denen wohl die erste die unwahrscheinlichste ist, da Adventivembryobildung so gut wie ausnahmslos mit Polyembryonie verknüpft ist, diese aber bei *Zygopetalum* offenbar fehlt.

Dicotyledonen.

Moraceae.

Morus. Nach einer Angabe von Buysman (1892) trägt auf der Insel Walcheren ein sehr altes Exemplar von *Morus nigra* L. alljährlich reichlich Früchte, obwohl auf dem ganzen Baum keine männlichen Blüten vorhanden sind und auf der ganzen Insel kein männlicher Baum steht. Vielleicht handelt es sich hier nur um eine sonst freilich bei *Morus* wohl nicht beobachtete Parthenokarpie.

Cannabis. Der Hanf, *Cannabis sativa* L., gehörte früher seit den ersten Versuchen Spallanzani's (1785) bis zu den sorgfältigen Kontrollversuchen Regel's (1859) zu denjenigen Pflanzen, mit denen die meisten, angeblich die Parthenogenesis beweisenden Versuche angestellt wurden. Aber erst Regel's Experimente halten

der Kritik stand, und sie waren durchaus negativ. Trotzdem aber bezeichnet es neuerdings wieder Kirchner (1905, p. LIV), ohne sich allerdings ausdrücklich auf eigne Versuche zu beziehen, als „nicht ausgeschlossen, daß die schon früher beim Hanf beobachtete Samenbildung ohne nachweisbare Befruchtung zum Teil auf Parthenogenesis beruht“. Bei der Nachuntersuchung ist zu beachten, daß Zinger (1898, p. 235) die Bestäubung beim Hanf direkt beobachtet und den Weg des Pollenschlauchs von der Narbe bis zum Embryosack verfolgt hat. Günstigstenfalls handelt es sich also hier entweder nur um fakultative Parthenogenesis, oder aber es gibt befruchtungsbedürftige und apomiktisch gewordene Rassen.

Humulus. Ganz das gleiche wie für den Hanf gilt auch für den Hopfen, *Humulus lupulus* L. Auch für ihn bezeichnet Kirchner (1905, p. LIV) die Parthenogenesis als „nicht ausgeschlossen“, obwohl die älteren Angaben darüber durchaus nicht beweisend sind und Zinger (l. c.) auch beim Hopfen das Eindringen des Pollenschlauches direkt konstatiert hat. Auch Kerner (1896, p. 419) will an isolierten und nach seiner Ansicht sicher unbestäubten weiblichen Hopfenstöcken im tiroler Gschnitztale alljährlich reichlichen Samenansatz beobachtet haben, und Wettstein (1907, p. 225) bemerkt, bei *Humulus* sei „gelegentliche Parthenogenese wahrscheinlich“. Eine genaue kritische und endgültige Untersuchung der Fortpflanzungsverhältnisse von Hopfen und Hanf ist darnach jedenfalls dringend erwünscht, wobei auch die zahlreichen verstreuten Angaben der Praktiker über den Einfluß der Bestäubung auf die Ausbildung des Hopfenzäpfchens zu beachten wären.

Ficus. Die merkwürdigen Bestäubungsverhältnisse der Gattung *Ficus* haben diese von jeher zu einem bevorzugten Untersuchungsobjekt gemacht. Uns interessieren an dieser Stelle natürlich nur diejenigen Angaben, die sich mit der angeblichen apomiktischen Samenbildung bei einigen *Ficus*-Arten beschäftigen.

Ficus carica L. Unsere Kenntnisse über die seinerzeit besonders von Gasparrini (1846) behauptete Parthenogenesis des kultivierten Feigenbaumes wurde noch 1882 von Solms (1882, p. 22) in den Satz zusammengefaßt: „Zweifelhaft bleibt es, ob der Feigenbaum etwa imstande, den Embryo seines Samens eventuell auf parthenogenetischem Wege zur Entwicklung zu bringen“. Doch neigt Solms selbst zur Annahme, daß nur rite befruchtete Blüten Samen ansetzen könnten. Die spätere Forschung hat ihm recht gegeben: es wurde vornehmlich durch Eisen (1896) und neuerdings durch Longo (1905) nachgewiesen, daß in der Tat bei ausbleibender Bestäubung keine einzige weibliche Blüte von *Ficus carica* eine samenhaltige Frucht liefert. Eisen (l. c. p. 933) zeigte auch durch Bastardierungsversuche, daß es sich auch nicht um eine Auslösung von partheno-

genetischer Entwicklung durch die Bestäubung oder den Blastophaga-Stich handeln kann. Damit ist wohl nun definitiv erwiesen, daß unter normalen Vegetationsbedingungen weder habituelle noch fakultative Parthenogenesis bei dem kultivierten Feigenbaum vorkommt.

Ficus hispida L. fil. King (1887) stellte fest, daß bei *Ficus hispida* die Receptakeln, die die weiblichen Blüten enthalten, und in denen niemals männliche Blüten vorkommen, stets völlig geschlossen bleiben. Kein Insekt dringt in sie hinein, auf den Narben der Blüten sind niemals Pollenkörner zu finden, und doch ist die Mehrzahl der Blüten fertil. Dies Verhalten läßt natürlich auf Apomixis schließen, doch muß noch cytologisch untersucht werden, ob Propagation, Apogamie oder Parthenogenesis vorliegt.

Ficus Roxburghii Wall. Von dieser Art wurde von Cunningham (1888) nachgewiesen, daß sie apomiktisch ist. Ihre Keime entstehen indessen weder durch Apogamie noch durch Parthenogenesis, sondern propagativ aus Nucelluszellen, die den frühzeitig zugrunde gehenden Eiapparat verdrängend, in den Scheitel des Embryosackes hineinwuchern. Da eine Bestäubung dazu nicht notwendig zu sein scheint, so haben wir also in *Ficus Roxburghii* ein vollkommenes Gegenstück zu *Caelebogyne ilicifolia*, nur daß bei *Ficus R.* wahrscheinlich als auslösendes Moment der Stich der Eupristis erforderlich ist.

Ficus hirta Vahl. Über *Ficus hirta* liegen sehr sorgfältige Untersuchungen von Treub (1902) vor, aus denen mit sehr großer Wahrscheinlichkeit hervorgeht, daß diese Species parthenogenetisch ist. Immerhin stehen der experimentelle Nachweis und die genauere cytologische Erforschung noch aus, so daß wir den Fall vorerst noch in die Rubrik der ungenügend bekannten einzureihen haben.

Sicher ist bei *Ficus hirta* jedenfalls, daß der Embryo aus dem Ei selbst hervorgeht; die Angaben und Figuren Treub's lassen darüber keine Zweifel aufkommen. Was nun Treub vor allem veranlaßt, anzunehmen, daß das Ei sich ohne vorhergehende Befruchtung zum Embryo entwickle, ist (l. c., p. 152) „avant tout, le fait que l'on ne voit pas de tubes polliniques pénétrer dans l'ovule à l'époque où elles devraient s'y trouver; en second lieu, la réduction dans la karyokinèse chez les noyaux d'albumen et, enfin, le caractère peu développé de l'appareil sexuel en général et notamment des synergides“. Dabei ist freilich andererseits zu beachten, daß die Mikrosporenentwicklung durchaus normal verläuft, und man keimende Pollenkörner auf den Narben findet. Treub bemerkt ausdrücklich (l. c., p. 137), „que dans le *Ficus hirta* les grains de pollen introduits dans le réceptacle femelle seraient assez nombreux pour effectuer la fécondation, sinon de toutes, en tout cas de la grande majorité des fleurs.“

Zur Behebung der auf Grund dieser Tatsachen möglichen Zweifel wäre daher neben der Erledigung der Frage, ob bei der Makro-

sporenentwicklung eine Reduktion der Chromosomenzahl eintritt oder nicht, eine experimentelle Behandlung der Species sehr erwünscht. Dabei wäre auch noch genau festzustellen, ob, wie Treub annimmt, der Stich der Blastophaga in der Tat zur Auslösung der Embryoentwicklung unumgänglich notwendig, oder ob die Keimung von Pollen auf der Narbe dazu erforderlich ist, oder ob beide überflüssig sind. Durch die Isolierung weiblicher Receptakeln, so daß sie vor dem Besuch des Insektes geschützt sind, sowie durch die Zulassung nur pollenfreier Blastophagen zu isolierten Receptakeln dürfte sich das wohl entscheiden lassen. Im ersteren Falle fielen Stich und Pollenwirkung weg, im letzteren nur diese; als dritter Parallelversuch wäre dann die künstliche Bestäubung isolierter Receptakeln nötig, so daß nur die Pollenwirkung ohne die des Insektenstiches zur Geltung käme.

Urticaceae.

Elatostema. Bei *Elatostema acuminatum* Brongn. beobachtete Treub (1905), daß männliche Blüten an natürlichen Standorte der Pflanze, in Tjibodas, außerordentlich selten sind, daß aber trotzdem die sehr zahlreichen weiblichen Stöcke regelmäßig fruktifizieren. Die cytologische Untersuchung ergab denn auch, daß hier sehr wahrscheinlich die Embryobildung ohne Befruchtung und Bestäubung erfolgt; die experimentelle Bestätigung durch Isolierungsversuche steht allerdings noch aus.

Die Makrosporenentwicklung geht so vor sich, daß die Embryosackmutterzelle sich in zwei, drei oder vier Tochterzellen teilt, von denen gewöhnlich die innerste zur keimenden Makrospore wird. Doch liefert diese nur in sehr seltenen Fällen einen normal ausgebildeten Gametophyten, da sich in den allermeisten Fällen der Embryosack nur bis zum Stadium von vier, gelegentlich auch sechs oder acht Kernen entwickelt, ohne einen typischen Eiapparat oder Antipoden zu differenzieren. Wie nun innerhalb des Embryosackes der Embryo entsteht, ließ sich nicht mit absoluter Sicherheit entscheiden. Treub macht es wahrscheinlich, daß er aus einem ganz beliebigen dieser Embryosackkerne hervorgeht, wie seine überaus wechselnde Lage innerhalb der Makrospore vermuten läßt. Die anderen Kerne liefern ein die ganze Embryosackhöhlung ausfüllendes Endosperm. Gelegentlich kommt mehr als eine Makrospore zur Entwicklung, und dann kann jede einen Embryo enthalten.

Es läßt sich vorerst schwer entscheiden, wie dieser interessante Modus der Embryobildung zu verstehen ist. Parthenogenesis liegt natürlich auf keinen Fall vor, da ja ein morphologisch differenziertes Ei fehlt, das als Ausgangspunkt für die Embryogenese dienen könnte. Am ehesten vergleichbar ist das Verhalten der *Elatostema* mit der

Apogamie der Balanophoraceen (vgl. p. 357), doch müssen zur sicheren Entscheidung weitere Untersuchungen abgewartet werden.

Ob bei der Tetradenteilung eine Reduktion der Chromosomenzahl stattfindet, konnte Treub nicht entscheiden; doch vermutet er, daß es nicht der Fall ist.

Polygonaceae.

Rumex. Bei einer Untersuchung der Fortpflanzungsverhältnisse bei der Gattung *Rumex* will Roth (1907) gefunden haben, daß einige ihrer Arten apomiktisch seien. So *Rumex acetosa* L., *R. hispanicus* Koch, *R. arifolius* All., *R. nivalis* Hegetschw. und *R. acetosella* L.

Der Embryo soll (p. 348) aus dem Ei hervorgehen, es würde sich also um Parthenogenesis handeln. Die Isolierungsversuche des Verfassers können indessen nicht als ganz einwandfrei gelten, und auch cytologisch sind seine Ergebnisse so wenig klar, daß die Angabe vorerst noch als zweifelhaft gelten muß.

Chenopodiaceae.

Obione. Die Gattung *Obione* ist an dieser Stelle zu erwähnen, weil ein so sorgfältiger Beobachter wie Wydler (1878, p. 325) von *Obione sibirica* Fisch. bemerkt: „Ganz besonders auffallend ist das verhältnismäßig seltene Vorkommen von männlichen Blüten bei den äußerst zahlreichen weiblichen, die alle einen gut ausgebildeten Embryo besitzen, ein Fall, den ich auch bei *Amblogyne persicarioides* [Amarantaceae] beobachtete“. Es verdiente, klargestellt zu werden, ob hier der naheliegende Verdacht auf Apomixis gerechtfertigt ist, wobei allerdings zu beachten ist, daß Kerner (1896, p. 423) im Wiener botanischen Garten bei einem weiblichen Stock von *Obione halimifolia* nur weitgehende Parthenokarpie fand: die reichlich entstehenden und äußerlich normalen Früchte waren sämtlich taub.

Nymphaeaceae.

Nymphaea. Focke (1881, p. 525) zitiert einen Fall von Pseudogamie bei *Nymphaea Capensis* Thbg. Diese Art „vermag sich nicht selbst zu befruchten; mit Pollen von *N. coerulea* Savgn. erhielt Caspary nach vielen vergeblichen Versuchen einen keimfähigen Samen, aus dem eine sterile *N. capensis* hervorging. Staubblätter gering an Zahl, fädlich, ohne Pollen; Fruchtknoten verkümmert. Abh. Naturf.-Ges. zu Halle XI.“

Menispermaceae.

Disciphania. Über die Fortpflanzungsverhältnisse der süd-amerikanischen Menispermacee *Disciphania Ernstii* Eichl. liegt eine

Mitteilung von Ernst (1886) vor, aus der jedenfalls mit Sicherheit hervorgeht, daß die Pflanze apomiktisch ist. Ob sich die Vermutung Ernst's, daß die ohne Befruchtung erfolgende Produktion keimfähiger Samen auf Parthenogenesis beruhe, richtig ist, muß freilich erst die cytologische Untersuchung ergeben, die noch aussteht. Ernst vermutet Parthenogenesis und nicht Adventivembryobildung, weil letztere mit Polyembryonie verbunden zu sein pflegt, diese aber bei *Disciphania* nach seinen Beobachtungen nicht vorkommt. Bemerkenswert ist, daß die 8—25 cm lange Spindel der weiblichen Ähren während der Anthese der Blüten anschwillt und zwar von der Basis nach der Spitze zu in immer stärkerem Maße, und daß die (ohne Bestäubung) fertilen Blüten immer die am dickeren Ende der Infloreszenz-Spindel stehenden waren. Aus dieser Lokalisation der Früchte auf das keulenförmig angeschwollene Ende der Spindel möchte Ernst den Schluß ziehen, daß die Anhäufung von Nährstoffen — denn auf einer solchen beruht die Anschwellung der Infloreszenz-Achse — das die Parthenogenesis auslösende Moment sei. Da die Pflanze auch in ihrer Heimat (Venezuela) selten ist und in botanischen Gärten nicht vorhanden zu sein scheint, wird leider wohl die genaue Nachuntersuchung des interessanten Falles nicht so bald erfolgen können, als wünschenswert wäre.

Rosaceae.

Rosa. Mit Vorbehalt hatte Dingler (1906, p. 39) für *Rosa rubiginosa* die Befähigung zu fakultativer Parthenogenesis angegeben. Doch ist es ihm (1907, p. 31) „nach einem wiederholten, durch Ungunst der Verhältnisse leider wieder ungenügenden Versuch neuerdings zweifelhaft geworden“, ob wirklich Parthenogenesis vorkommt. Sollte es sich im Verlaufe der fernerer Untersuchung doch noch bewahrheiten, so ist schon jetzt sicher, daß es sich nicht um habituelle sondern, wie ja auch Dingler angibt, nur um fakultative Parthenogenesis handeln kann. Denn es sind zweifellose Bastarde zwischen *Rosa rubiginosa* und anderen Arten bekannt, und überdies ist durch Strasburger (1904, p. 149) ausdrücklich durch cytologische Untersuchung festgestellt worden, daß *Rosa rubiginosa* normal sexuell ist, eine Feststellung, die freilich zunächst nur für die von Strasburger untersuchte Rasse bindend ist. Auch andere Rosen-Arten, wie *Rosa cinnamomea*, *canina*, *myriacantha* und andere sind sicher normal befruchtungsbedürftig; doch wäre, falls sich die Beobachtung Dingler's doch noch bewahrheiten sollte, auch hier auf das Vorhandensein der Befähigung zu fakultativer Parthenogenesis zu prüfen.

Fragaria. Die Gattung *Fragaria* ist an dieser Stelle zu erwähnen, weil bei ihr bekanntlich faux hybrides im Sinne Millar-

det's vorkommen, und die Möglichkeit vorliegt, daß es sich dabei um eine durch die Bestäubung ausgelöste Parthenogenesis handelt, wobei freilich hier die Nachkommenschaft nicht ausschließlich mütterliche, sondern im Gegenteil rein väterliche Eigenschaften zur Schau trägt. (Millardet 1894, p. 355). Es ist also hier nicht so wie bei *Vitis* (vgl. p. 344), sondern es scheint eine Art männliche Parthenogenesis vorzuliegen, wie auch Giard (1900, p. 12; 1903) annimmt. So fand, um ein Beispiel zu geben, Solms (1907, p. 53), Millardet's Befund bestätigend, daß 1902 rein weibliche *Fragaria virginiana* mit Pollen von *Fragaria elatior* bestäubt reichen Fruchtansatz ergab. 1904 blühten von den Produkten dieser Kreuzung 37 Stöcke „und gleichen sammt und sonders so absolut dem Vater (*F. elatior*), daß kaum ein Unterschied von demselben zu entdecken war“. Nur war diese der *F. elatior* so zum Verwechseln ähnliche Bastardform absolut steril, während die reine *elatior* reichlich fruktifiziert. Dagegen ergab z. B. die Kreuzung *F. virginiana* ♀ × *collina* ♂ eine viel decidiertere Zwischenform zwischen den beiden Eltern.

Wir haben auch auf tierischem Gebiete eine Parallele zu dieser merkwürdigen Erscheinung, nämlich in der Angabe von Héron-Royer (1883; vgl. Giard 1900, p. 13), daß ein von *Rana fusca* befruchtetes Weibchen von *Pelobates fuscus* reine *Rana fusca*-Nachkommen brachte, und ebenso ein Weibchen von *Bufo vulgaris* nach der Begattung durch *Bufo calamita* reine *calamita*-Nachkommen.

Die Berechtigung, in diesen Vorkommnissen eine „Parthenogenesis des Mikrogameten“ zu sehen, müßte freilich noch cytologisch begründet werden. Vorerst scheint es mir einfacher anzunehmen, daß eine normale Befruchtung stattgefunden hat, daß aber in der Generation F₁ die sämtlichen männlichen Merkmale über die weiblichen dominieren. Damit hätte diese Kategorie von faux hybrides, bei denen die Bastardgeneration durchaus dem Vater ähnelt, nichts mit Parthenogenesis zu tun und war hier nur der Vollständigkeit wegen nicht zu übergehen. (Vgl. auch das p. 333 Gesagte.)

Übrigens soll nach Millardet (l. c.) bei *Fragaria* auch der umgekehrte Fall häufig sein, Bastarde also, die in der ersten Generation durchaus der Mutter gleichen.

Rubus. Auch die Gattung *Rubus* ist deswegen an dieser Stelle zu erwähnen, weil bei ihr fausse hybridation beobachtet worden ist (Millardet 1894, p. 362; Lidforss 1905; 1907). Kastrierte Blüten von *Rubus caesius* L., *R. villicaulis* Koehl., *R. glandulosus* Bell. und anderen Arten setzen niemals Samen an, wenn sie exakt vor Bestäubung geschützt werden. Bestäubt man sie aber mit dem Pollen von anderen Arten der Gattung *Rubus*, so erhält man neben typischen Bastarden Sämlinge, die durchaus der Mutter gleichen und bei Selbstbestäubung vollkommen konstant sind. Leider ist bisher die von Lidforss in

Aussicht gestellte cytologische Untersuchung dieser wichtigen Befunde noch nicht erschienen, und es muß daher vorerst unentschieden bleiben, ob hier wie bei Godlewski's Echinoid-Crinoid-Bastarden eine normale, mit Kernverschmelzung verknüpfte Befruchtung stattgefunden hat, wobei aber sämtliche Merkmale des Vaters latent bleiben, oder ob ein apomiktischer Vorgang vorliegt. Im letzteren Falle müßte man annehmen, daß die Apomixis durch die Bestäubung ausgelöst wird, und es wäre zu entscheiden, ob Parthenogenese einträte, sich also das Ei zum Embryo entwickelte, oder Apogamie, der Embryo also aus einer Synergide, Antipode oder Endospermzelle entstünde, oder endlich Propagation, d. h. Adventivembryobildung aus Nucellus- oder Integumentzellen. Das ist natürlich nur durch die hoffentlich bald kommende cytologische Untersuchung aufzuklären; immerhin mag es schon jetzt als wahrscheinlich bezeichnet werden, daß Adventivembryobildung nicht in Betracht kommt, da diese mit Polyembryonie zu verbunden sein pflegt, von dem regelmäßigen Vorkommen einer solchen aber bei *Rubus* nichts angegeben wird. Es sei noch bemerkt, daß Strasburger (1904, p. 145), der innerhalb der Gattung *Rubus* als einer stark polymorphen Gattung nach Apomixis suchte, bei *Rubus fruticosus* L., *R. biflorus* Buchan. und *R. leucodermis* Dougl. fand, daß sie ihre Keime auf geschlechtlichem Wege zur Ausbildung bringen. Auch Fischer (1880, p. 110) fand bei der Embryosackentwicklung von *Rubus caesius* ebensowenig ungewöhnliche Verhältnisse wie Péchoutre (1902, p. 128) bei der von *R. fruticosus*.

Papilionaceae.

Pisum sativum L. Bei der Erbse wird von Chr. Schröder (1901) die Möglichkeit parthenogenetischer Fortpflanzungsweise angenommen. Seine Versuche wurden indessen von Kirchner (1904b) mit negativem Erfolge wiederholt, so daß es sich wohl um eine Täuschung Schröder's durch Fruchtungsvermögen handeln wird, wie es nach den Beobachtungen Kirchner's bei manchen Papilionaceen nicht selten ist.

Malpighiaceae.

Unter den Malpighiaceen gibt es einige zentralamerikanische Gattungen mit kleistogamen Blüten, von denen Ritzerow (1907, p. 180) *Aspicarpa longipes* A. Gr., *A. hirtella* Rich. und *A. lanata* (an Herbarmaterial) untersucht hat. Sie vermutet parthenogenetische Embryobildung auf Grund folgender Beobachtungen (l. c., p. 180 und 181): „Nirgends wurden normal ausgebildete Pollenkörner beobachtet, keine Spur von Pollenschläuchen war zu sehen. Die Frucht ist gut entwickelt, und normal ausgebildete Embryonen wurden gefunden.

Auf Mikrotomschnitten sah man, daß dieselben ziemlich weit von der Mikropyle entfernt sind. Auffallend ist eine auf bestimmtem Stadium vom Nucellus aus entstehende Wucherung auf der Seite der Mikropyle. Es geht aus allen diesen Beobachtungen hervor, daß diese Blüten nicht befruchtet werden, sondern sich wahrscheinlich auf parthenogenetischem Wege entwickeln.... Wie die Entwicklung des Embryos vor sich geht, und welche Bedeutung die an der Mikropyle entstehende Wucherung hat, ob hier vielleicht Gallenwirkungen eine Rolle spielen, bedarf noch näherer Untersuchung an lebendem Material, das mir leider nicht zur Verfügung stand.“

Die Beobachtung, daß die Embryonen auffallend weit von der Mikropyle entfernt inseriert sind, läßt wohl eher den Schluß auf Adventivembryobildung zu. Die obturatorähnliche Wucherung über der Mikropyle braucht nicht auf Gallenwirkung zu beruhen, sondern ist wohl direkt vergleichbar der Wucherung, die z. B. bei der parthenogenetischen *Wikstroemia indica* die Mikropyle verschließt (vgl. Winkler 1906, p. 227).

Euphorbiaceae.

Ricinus communis. Meehan (1899, p. 97) teilt Versuche über die Befähigung des *Ricinus* mit, ohne Bestäubung Samen zu liefern. Diese fielen in den ersten Jahren positiv aus, ergaben aber bei kritischerer Versuchsanstellung 1898 das Resultat, daß bei *Ricinus communis* nur eine sehr weitgehende Parthenokarpie, aber keine Parthenogenesis oder Apogamie vorkommt: es entstanden trotz der ausgebliebenen Bestäubung äußerlich normal ausgestaltete, aber taube Früchte. Meehan meint (l. c., p. 99), das Vorkommen von Parthenogenesis bei *Ricinus communis* erscheine demnach zweifelhaft; man darf aber aus seinen Versuchen wohl den bündigen Schluß auf das Fehlen von Parthenogenesis und Apogamie ziehen.

Mercurialis annua. Zu denjenigen Pflanzen, von denen seit langer Zeit immer wieder die Behauptung auftaucht, sie seien parthenogenetisch, ohne daß bisher Entscheidendes bekannt geworden wäre, gehört *Mercurialis annua*. Bis auf Camerarius zurück gehen die Stimmen, die sich für das Bestehen der Parthenogenesis bei dieser Pflanze aussprechen. Regel (1849, p. 7) hat die ältere Literatur zusammengestellt und auf Grund eigener Versuche widerlegt (p. 35), nachdem bereits Gärtner (1844, p. 475 ff.) auf das durchaus Unzulängliche der bis zu seiner Zeit vorliegenden Beobachtungen und Versuche ausführlich hingewiesen hatte. Später sind auch noch von Heyer (1883) entsprechende Experimente angestellt worden, mit dem Resultate, daß Parthenogenesis bei *Mercurialis* nicht vorkommt.

Auffälligerweise liegen nun aber aus neuerer Zeit wieder eine Reihe von Angaben vor, die trotz alledem behaupten, daß *Mercurialis* ohne Bestäubung keimfähige Samen liefern könne. So berichtet Kerner (1891, p. 462) über Kulturversuche mit unserer Pflanze in dem hochgelegenen tiroler Gschnitztale, wo auf viele Meilen in die Runde kein Binkelkraut wild wachsend vorkommt. Es wurden dabei „alle Stöcke, an welchen sich Knospen von Pollenblüten zeigten, sofort vernichtet und auch sorgfältig darauf geachtet, ob nicht vielleicht an dem einen oder anderen mit Fruchtblüten ausgestatteten Stocke irgendwo eine vereinzelte Pollen- oder Zwitterblüte versteckt sei. Zur Zeit, als nun die Narben des Binkelkrautes belegungsfähig waren, fanden sich auf viele Meilen in der Runde ganz bestimmt keine Pollenzellen dieser Pflanze vor, und es konnte daher eine Belegung mit solchen Pollen auch nicht stattfinden. Und dennoch schwoilen alsbald die Fruchtknoten an, aus den Samenanlagen entwickelten sich Samen mit einem Keimlinge, und aus diesen Samen gingen nach der Aussaat wieder neue, kräftige Stöcke des Binkelkrautes hervor.“

Auch Kirchner (1905, p. LIII) bezeichnet es „als nicht ausgeschlossen, daß die beim einjährigen Binkelkraut beobachtete Samenbildung ohne nachweisbare Befruchtung zum Teil auf Parthenogenesis beruht“. Endlich gibt Bitter (1904, p. 102, Anm.) an, daß *Mercurialis annua* sich bei seinen 3 Jahre lang fortgesetzten Kulturen als „tatsächlich in ziemlich hohem Maße parthenogenetisch“ erwiesen habe, während *Mercurialis perennis* nur parthenokarp sei.

Entscheiden können hier offenbar nur ausgedehnte und sehr sorgfältige Kulturversuche, die alle die besonders von Gärtner (1844, p. 120, 216, 481) angegebenen Fehlerquellen kritisch berücksichtigen und mit der cytologischen Untersuchung Hand in Hand gehen. So wie die Dinge jetzt liegen, läßt sich eine Entscheidung nicht treffen. Man könnte höchstens vermuten, daß die auffällige Verschiedenheit der Resultate sich vielleicht dadurch erklärt, daß es befruchtungsbedürftige und parthenogenetische Rassen gäbe, von denen entweder nur die eine oder nur die andere oder aber beide nebeneinander am gleichen Standort vorkommen. Unter allen Umständen aber würden die vorliegenden Versuche, die volle Richtigkeit auch der positiven vorausgesetzt, immer erst ergeben, daß Apomixis vorläge; ob sie aber als Parthenogenesis, Apogamie oder Adventivembryobildung aufträte, wäre natürlich noch auf cytologischem Wege zu entscheiden.

Euphorbia dulcis Jacq. Von Hegelmaier (1901; 1903) wurde bei *Euphorbia dulcis* habituelle Polyembryonie konstatiert. Diese kann jedenfalls ohne vorübergehende Bestäubung eintreten, ob aber nicht doch gelegentlich Bestäubung und damit Befruchtung des normal ausgebildeten Eiapparates stattfinden kann, ist nicht sicher, allerdings auch nicht gerade wahrscheinlich, da, wenigstens bei

manchen Sippen der Pflanze, der Pollen in weitgehendem Maße abortiert. Schmidt (1907, p. 37) fand sogar bei den im Göttinger botanischen Garten kultivierten Exemplaren, daß meistens die männlichen Blüten zwar angelegt, aber nicht weiterentwickelt werden, so daß das fertige Cyathium ganz ohne männliche Blüten ist.

Die Adventivkeime gehen wie bei *Caelebogyne* aus Nucelluszellen hervor; da also ein Propagationsvorgang vorliegt, so würden wir an sich keinen Grund haben, die Pflanze an dieser Stelle zu besprechen, wenn nicht Hegelmaier beobachtet hätte, daß auch aus der Eizelle selbst ein Vorkeim hervorgehen kann, der sich von den Adventivembryonen durch den Besitz eines Suspensors unterscheidet. Leider hat sich nicht sicherstellen lassen, ob auch dieser Vorkeim zu einem keimfähigen Embryo heranwachsen kann. Da ferner auch die feineren Vorgänge bei der Entwicklung der Makrospore noch nicht untersucht sind, es insbesondere unbekannt ist, ob die Reduktion stattfindet oder unterdrückt wird, so läßt es sich nicht beurteilen, ob hier ein Fall von somatischer oder von generativer Parthenogenesis vorliegt. Die Pflanze verdient nähere experimentelle und cytologische Untersuchung.

Anacardiaceae.

Pistacia narbonensis L. Als erledigt dürfen wohl die Angaben von Tenore und Bocconi über Parthenogenesis bei *Pistacia narbonensis* gelten, worüber Regel (1859, p. 11) berichtet: „Tenore bemerkt im Samenkatalog des botanischen Gartens zu Neapel fürs Jahr 1853, daß die weibliche Pflanze von *Pistacia narbonensis* im dortigen Garten jährlich Samen trage, ohne daß männlicher Blütenstaub einwirke, und daß diese Samen dennoch vollständig keimfähig seien. In einigen Gegenden Italiens habe Bocconi auch die gleiche Erscheinung an anderen Arten der Gattung *Pistacia* beobachtet. Genauere Nachweise sind nicht gegeben und so hat diese Beobachtung gar keinen Wert.“

Für *Pistacia lentiscus* L. habe ich mich durch eigene Kastrationsversuche davon überzeugt, daß sie durchaus bestäubungsbedürftig ist.

Vitaceae.

Die Vitaceen sind an dieser Stelle zu erwähnen, weil Millardet (1894, p. 362; 1901, p. 678) innerhalb der Gattung *Vitis* das Vorkommen von „fausse hybridation“ festgestellt hat, für die ja, wie bereits mehrfach erwähnt, eine Erklärungsmöglichkeit in der Annahme liegt, daß es sich dabei um eine durch die Bestäubung ausgelöste Parthenogenesis handele. Da Millardet's sehr interessante Untersuchungen an einem schwer zugänglichen Orte (in der Revue

de Viticulture) veröffentlicht worden sind, so seien sie etwas ausführlicher referiert.

Es gibt innerhalb der Gattung *Vitis* bekanntlich eine außerordentlich große Zahl von echten typischen Art- und Rassenbastarden. „Faux hybrides“ treten nur dann auf, wenn man Vertreter der beiden Sektionen, in die die Gattung zerfällt, der Sektion Euvitis und der Sektion Muscadinia, miteinander kreuzt. Millardet benutzte zu seinen Versuchen als Vertreter von Euvitis mehrere Sorten von *Vitis vinifera*, als Vertreter von Muscadinia *Vitis rotundifolia* Scuppernong. Wurden die Vinifera-Sorten Pedro-Ximenes, Chasselas oder Pansejaune mit Pollen von Scuppernong bestäubt, so ergab sich eine Nachkommenschaft, die in allen Einzelheiten völlig der entsprechenden Vinifera-Mutter gleichen, abgesehen davon, daß der Pollen schlechter ausgebildet war als bei der reinen Sorte. Auch wenn ein solcher „Bastard“ neuerdings mit dem Pollen von Scuppernong belegt wurde, wie das Millardet für die Kombination Pedro-Ximenes $\times$ Scuppernong durchführte, ergab sich wiederum eine Deszendenz, die kein einziges Rotundifolia-Merkmal besaß. Genau das gleiche gilt auch für die Kreuzung von *Vitis rupestris* mit *V. rotundifolia* Scuppernong, vorausgesetzt, daß auch hier letztere Art den Pollen liefert. Wie später Gard (1903, p. 106) zeigte, erstreckt sich die völlige Ähnlichkeit mit der Mutter nicht nur auf die morphologischen, sondern auch auf die anatomischen Charaktere.

Merkwürdigerweise liefert nun aber umgekehrt die Bestäubung des Scuppernong mit dem Pollen einer Euvitis-Art gewöhnlich normale Hybriden, die von beiden Eltern Merkmale besitzen.

Dagegen ergibt wieder, und das ist besonders beachtenswert, die Bestäubung einer Euvitis-Sorte (Millardet verwandte die Vinifera-Sorten Aramon, Grumete und Decandolle) mit dem Pollen von *Ampelopsis hederacea* faux hybrides, die, wie Millardet in mehrfach wiederholten mit allen Kautelen angestellten Versuchen bewies, kein einziges Ampelopsis-Merkmal besitzen. Die reziproke Kreuzung gelingt in diesem Falle überhaupt nicht.

Violaceae.

Hier liegt nur eine kurze Angabe von Greene (1898) vor, die ich leider nicht im Original habe einsehen können. Nach dem Referat in der Botan. Gazette, Bd. 25, 1898, p. 376 behauptet Greene das Vorkommen von Parthenogenesis „in some of the so-called cleistogamous flowers of *Viola*“. Der Referent, J. M. C., fügt hinzu: „Of course he only means the setting of seed without pollination. It is hardly likely that it is a case of parthenogenesis, for this has been disproved for all such claims for the higher plants, but it is always

interesting to know the origin of the vegetatively developed embryos.“ Da inzwischen eine ganze Reihe von höheren Pflanzen bekannt geworden sind, bei denen sicher Parthenogenesis vorkommt, so wäre es immerhin nicht unmöglich, daß auch die kleistogamen Violablüten unter Umständen parthenogenetisch sein könnten. Doch bedarf die Angelegenheit um so mehr der näheren Untersuchung, als gerade über die Bestäubungsverhältnisse der kleistogamen Veilchen zahlreiche Beobachtungen aus alter und neuer Zeit vorliegen (vgl. Göbel, 1904, p. 694, bei der Besprechung von dessen Arbeit auch der Referent E. in den Botanischen Jahrbüchern, Bd. 34, 1905, p. 77 des Literaturberichts, die Vermutung äußert, bei *Viola* könne trotz der Pollenkeimung in den Antheren Parthenogenesis oder Nucellarembryonie vorliegen). Ganz neuerdings hat Ritzerow (1907, p. 173) für mehrere kleistogame *Viola*-Arten ausdrücklich festgestellt, daß sie bestäubungsbedürftig und weder zu Parthenogenesis noch zu Nucellarembryonie befähigt sind. Leider gibt sie nicht an, welche Arten sie untersucht hat, und ihre Angaben sind überhaupt etwas sehr summarisch.

Caricaceae.

Usteri (1907, p. 491 ff.) spricht die Vermutung aus, daß sich die Samen bei *Carica papaya* L. auf parthenogenetischem Wege bildeten. Seine Versuche, das experimentell sicherzustellen, sind allerdings bisher negativ ausgefallen, und so gründet sich vorerst die Vermutung lediglich auf die Beobachtung, daß in Gärten häufig weibliche Pflanzen samenhaltige Früchte ansetzen, obwohl männliche auf Meilen im Umkreis nicht zu finden sind, sowie darauf, daß Usteri bei der cytologischen Untersuchung der Samenknospen auf keinem Entwicklungsstadium je eine Andeutung eines Pollenschlauches antraf (l. c., p. 494). — Man wird, da bei der Pflanze weitgehende Parthenokarpie sicher vorkommt, den Fortgang vor allem der experimentellen Untersuchung abwarten müssen, die Usteri in Aussicht stellt.

Datisceae.

Die von Fresenius (1837) herrührende Angabe, daß *Datisca cannabina* L. Samen erbringe, ohne vorher bestäubt worden zu sein, eine Angabe, die eigentlich schon durch Regel (1859, p. 8) widerlegt worden war, ist von Mori (1880) einer ausführlichen Nachuntersuchung unterzogen worden. Die von ihm im botanischen Garten zu Pisa isolierten Exemplare ergaben aber nur Früchte mit tauben Samen, so daß nur Parthenokarpie vorliegt und *Datisca cannabina* definitiv aus der Liste der parthenogenesisverdächtigen Pflanzen zu streichen ist. Auch die kurze positive Angabe von Odell (1904) über Parthenogenesis bei unserer Pflanze ist zweifellos durch Parthenokarpie zu erklären.

Oenotheraceae.

Oenothera. Zur Erklärung des eigentümlichen Verhaltens, das die Kreuzungsprodukte von *Oenothera lata* ♀ × *Lamarckiana* ♂ in der Generation F1 zeigen, stellt Gates (1907, p. 7 und 13) u. a. die Hypothese auf, daß die Eier von *Oenothera lata* sich partiell parthenogenetisch zu entwickeln vermöchten. Beide Eltern besitzen in ihren somatischen Kernen je 14 Chromosomen; miteinander gekreuzt liefern sie in F1 15—25 Proz. *Oe. lata* und 75—85 Proz. *Oe. Lamarckiana*, die beide je der gleichnamigen Elterart durchaus gleichen. Für *Oe. lata hybrida* trifft das auch hinsichtlich der Chromosomenzahl zu, während *Oe. Lamarckiana hybrida* merkwürdigerweise 20—21 Chromosomen besitzt. Um dieses sehr auffällige Verhalten zu erklären, erörtert Gates (l. c., p. 13) die Möglichkeit, „that all the eggs of *O. lata* have the unreduced number of chromosomes, and that part of them develop without fertilization (parthenogenetically), producing *O. lata* plants with fourteen chromosomes; while others are fertilized with *O. Lamarckiana* pollen, and produce Lamarckiana plants having twenty-one chromosomes“.

Da *Oenothera lata* bei ausbleibender Bestäubung keine Samen ansetzt (de Vries 1901, p. 168), so wäre hier die Hilfsannahme nötig, daß die Parthenogenese durch die Bestäubung mit dem Lamarckiana-Pollen ausgelöst würde. Man könnte das ja auch gewiß unbedenklich annehmen; mehr Schwierigkeiten aber scheint mir der Gates'schen Hypothese die Notwendigkeit zu bieten, zu erklären, warum sich regelmäßig gerade 15—25 Proz. der Eier parthenogenetisch entwickeln. Jedenfalls bedarf die Angelegenheit noch der näheren Prüfung.

Fuchsia. Vielleicht kommen innerhalb der Gattung *Fuchsia* *faux hybrides* vor. Lowe (Gard. Chr., 3. Ser., Bd. 8, 1890, p. 538) „mentions *Fuchsia fulgens* crossed by ‚Semiramide‘ and the reciprocal cross, the seedlings in both cases resembling the female“, und auch Meehan (ebenda, Bd. 10, 1891, p. 109) berichtet von einer *Fuchsia arborescens*, die, mit dem Pollen einer Gartenvarietät von *Fuchsia spec.* bestäubt, reine *arborescens*-Abkömmlinge lieferte.

Halorrhagidaceae.

Gunnera. Bei *Gunnera chilensis* Lam., *G. arenaria*, *G. dentata*, *G. densiflora* Hook f. und *G. microcarpa* vermutet Schnegg (1902, p. 203) Parthenogenese auf Grund des folgenden Befundes: „Die unter der Epidermis liegenden drei bis vier Zellreihen zeigen schon in ziemlich jungen Stadien der Samenanlage eine auffallende Differenzierung gegenüber den Zellen der übrigen Fruchtknotenwand. Sie erfahren schon sehr frühzeitig eine Formveränderung in der Weise, daß ihre Wände sich stark wellen und allmählich verdicken, so daß

durch dieses Verhalten, das sich mehr und mehr steigert, bewirkt wird, daß die ganze Samenanlage zur Zeit der Ausbildung des Eiapparates schon von einer festen Masse starker Sklerenchymzellen umgeben ist. Dieser Umstand scheint mir ein Hauptgrund für die Annahme einer Embryobildung ohne vorausgegangene Befruchtung zu sein . . . Ein Pollenschlauch wäre daher jetzt nicht mehr imstande, durch diesen vollständig geschlossenen Mantel von Sklerenchymzellen durchzukommen, man müßte denn annehmen, daß hier, wie in anderen Fällen, das Eindringen des Pollenschlauches zu einer Zeit erfolgte, in der die Samenanlage mit ihrem Eiapparat noch unvollständig entwickelt ist. Dagegen jedoch spricht wieder die Thatsache, daß einerseits zu dieser Zeit die Narben wenig entwickelt, jedenfalls noch nicht empfängnisfähig sind, andererseits das vollständige Fehlen von Pollenschläuchen auf gut ausgebildeten Narben, vor allem aber im Innern des Fruchtknotens, wo solche trotz der verschiedenartigsten zur Anwendung gelangten Färbungsmethoden nicht nachgewiesen werden konnten.“

Cornaceae.

Aucuba. Im botanischen Garten zu München fand Eichler (1878, p. 415, Anm. 3) *Aucuba japonica* „immer mit wohlentwickelten Keimlingen, obgleich männliche Pflanzen nicht vorhanden waren“. Er knüpft daran die Frage, ob wohl Parthenogenesis vorliegen möchte. Die Sache ist, obwohl die Angabe von einem so zuverlässigen Beobachter stammt, meines Wissens nicht geprüft worden. Doch gibt neuerdings Lombard-Dumas (1904) an, daß männliche Exemplare von *Aucuba japonica* gelegentlich auch einige weibliche Blüten tragen. Wenn auch das Umgekehrte vorkäme, was bisher freilich noch nicht beobachtet worden zu sein scheint, aber natürlich durchaus möglich ist, so wäre damit Eichler's Beobachtung vielleicht erklärt. Immerhin verdiente sie eine exakte Nachprüfung.

Pirolaceae.

Monotropa. Bei *Monotropa hypopitys* und *M. uniflora* ist es zwar nachgewiesen, daß sie bestäubungsbedürftig sind, und daß bei ihnen die Befruchtung regelmäßig und in durchaus typischer Form vor sich geht. Wir müssen sie indessen an dieser Stelle kurz erwähnen, weil bei *Monotropa uniflora* von Shibata (1902) Versuche über experimentelle Parthenogenesis angestellt worden sind. Die Versuche hatten in der Hauptsache negative Ergebnisse, es wurde nur (p. 712) „in einzelnen Fällen die Zweiteilung der vergrößerten [unbefruchteten] Eizelle beobachtet“, ohne daß es aber gelang, die dabei wirksamen Faktoren näher zu präzisieren, oder gar die Weiterbildung der Eizelle zum Embryo zu veranlassen.

Dagegen gelang es verhältnismäßig leicht, „unter bestimmten Versuchsbedingungen die parthenogenetische, d. h. von der Befruchtung unabhängige Entwicklung des Endosperms“ (p. 711) hervorzurufen. Damit ist experimentell erreicht, was bei anderen Pflanzen unter Umständen spontan eintritt, wie aus den Angaben von Gärtner und Anderen über parthenokarpe Früchte mit endospermhaltigen Samen hervorgeht. Als parthenogenetischen Vorgang kann man das aber wohl nicht betrachten, sondern muß darin einen sich am Gametophyten abspielenden propagativen Prozeß erblicken, der mit der Parthenogenesis nur das gemeinsam hat, daß er unabhängig von den sonst erforderlichen Einflüssen der Bestäubung und Kernverschmelzung vor sich geht.

Myrsinaceae.

Ardisia. Verschiedene Arten der großen Gattung *Ardisia* besitzen, wie schon Braun (1859, p. 150) anführt, Polyembryonie. Jänsch (1905), der *Ardisia crispa* A. DC. cytologisch untersucht hat, gibt an, „daß der Embryo aus Zellen des inneren Integuments und der Chalaza hervorgeht“, bemerkt aber (p. 30): „Ob übrigens bei *Ardisia crispa* die Eizelle, wo sie vorhanden ist, sich weiter zum Embryo entwickeln kann, erscheint nicht ganz ausgeschlossen. Eine bereits einmal geteilte Eizelle wurde in einem Falle bemerkt.“ Da eine Bestäubung durch den übrigens ganz normal ausgebildeten, aber in Kulturversuchen nicht keimenden Pollen nicht stattzufinden scheint, sich auch im Griffel oder der Mikropyle keine Reste von Pollenschläuchen auffinden ließen, würde es sich also hier um einen, allerdings der näheren Untersuchung noch dringend bedürftigen Fall von Parthenogenesis handeln.

Asclepiadaceae.

Vincetoxicum officinale L. Näher zu untersuchen bleibt auch noch das Verhalten von *Vincetoxicum officinale*, bei dem Polyembryonie sehr häufig ist. Sicher ist hier jedenfalls, daß Bestäubung der Embryobildung vorausgehen muß. Chauveaud (1892) vermutet, daß die Polyembryonie bei *Vincetoxicum officinale* und *medium* auf einer Befruchtung der Synergiden und ev. der Antipoden durch die generativen Kerne des Pollenschlauches beruhe, deren ein jeder zwei bis fünf besitzt. Die nähere Untersuchung muß das aufhellen; in diesem Zusammenhange war der Fall nur mit anzuführen, weil unter Umständen eine durch die Bestäubung der Eizelle ausgelöste Apogamie der Synergiden oder Antipoden vorliegen könnte.

Cucurbitaceae.

Die Cucurbitaceen gehören zu den Familien, von denen seit alters her immer und immer wieder behauptet worden ist, es komme bei einigen ihrer Gattungen Parthenogenesis oder wenigstens Apomixis vor, ohne daß aber bis jetzt einwandfreie Beweise dafür vorlägen. Ich verweise hinsichtlich der älteren, teilweise außerordentlich unkritisch angestellten Versuche auf Gärtner (1844) und Regel (1859) und deren Kritik, und beschränke mich hier darauf, die neueren Angaben anzuführen.

Bryonia. Focke (1890) hatte bei einer isolierten weiblichen Pflanze von *Bryonia dioica* L. Ansatz von samenhaltigen Früchten beobachtet und daraus, wenn auch mit Vorbehalt, auf Parthenogenesis geschlossen. Mit Recht galten aber seine Versuche wegen des ungenügenden Schutzes gegen Bestäubung nicht als beweisend. Nun sind aber neuerdings die Versuche von Bitter (1904) wieder aufgenommen worden, und zwar mit positivem Erfolge. Er brachte (l. c., p. 101) eine weibliche Pflanze in ein Isoliergewächshaus und beobachtete, daß während der Hauptvegetationszeit alle ihre Blüten abwelkten, ohne Frucht anzusetzen. Erst gegen Ende der Vegetationsperiode kamen einzelne voll ausgebildete Beeren mit Samen zur Reife, von welch letzteren allerdings nur ein kleiner Teil keimfähig war und im nächsten Jahre neun Pflanzen lieferte, die alle männlich waren, wenigstens bis Ende Juli. Weitere Mitteilungen darüber hat Bitter bisher nicht gemacht, insbesondere steht auch noch die cytologische Untersuchung aus, so daß, falls die Tatsache an sich sich bewahrheitet, es immer noch zweifelhaft bleibt, ob Parthenogenesis, Apogamie oder Propagation vorliegt. Unter keinen Umständen kann es sich jedenfalls um habituelle, sondern nur um fakultative Parthenogenesis handeln, die dann wohl auch zur Hauptvegetationszeit inducierbar sein müßte. Ich selbst erhielt übrigens bei einigen allerdings nicht sehr ausgedehnten Kastrationsversuchen mit *Bryonia dioica* im Jahre 1905 und 1907 auch gegen Ende der Vegetationsperiode keine Apomixis, sondern nur Ansätze zur Parthenokarpie, wie sie auch Bitter gelegentlich beobachtet hat. Da der Fall von *Bryonia* besonders wegen der eigentümlichen Geschlechtsverhältnisse der apomiktisch entstandenen Keime spezielles Interesse bietet, ist zu wünschen, daß Bitter sich bald ausführlich über seine weiteren Versuche und ihre Ergebnisse verlauten läßt. (Vgl. auch Correns 1907.)

Cucumis. Auch hier sei unter Übergehung der älteren, bei Gärtner und Regel behandelten Angaben gleich auf die neuesten Arbeiten hingewiesen. Die immer wieder auftauchende Behauptung, daß bei der Gurke auch ohne vorhergehende Bestäubung normale Früchte mit keimfähigen Samen sich bilden könnten, schien durch die

sorgfältigen Untersuchungen von Noll (1902) an *Cucumis sativus* definitiv erledigt zu sein, in denen trotz sicher ausgeschlossener Bestäubung sich doch äußerlich normale, aber absolut samenfreie Gurkenfrüchte entwickelten. Es handelt sich danach nur um eine sehr vollkommene Parthenokarpie, nicht aber auch Parthenogenesis. Nun liegt aber eine neuere Angabe von Kirchner (1904, p. 90) vor, wonach unter neun sorgfältig isolierten und vor Bestäubung geschützten weiblichen Blüten der Sorte „Murom'sche Traubengurke“ eine allerdings kleine Frucht mit 17 tauben und 78 normalen und keimfähigen Samen geliefert hat. Da Noll mit anderen Sorten experimentiert hat, mit „Rytow's Gurke“ und der „Großen Schlangengurke“, so ist nicht unmöglich, daß die verschiedenen Befunde der beiden Forscher auf verschiedenes Verhalten der Sorten zurückzuführen ist. Doch muß vor der Hand, ehe nicht Bestätigung und die cytologische Untersuchung vorliegt, die Kirchner'sche Angabe noch als unsicher gelten.

Drittes Kapitel.

Die Apogamie.

Apogamie hatten wir definiert als die apomiktische Entstehung eines Sporophyten aus vegetativen Zellen des Gametophyten. Es ist natürlich dabei prinzipiell bedeutungslos, ob als Ausgangspunkt der Sporophyten eine einzige Zelle oder ein Zellkomplex dient; beide Fälle kommen vor.

Apogamie in diesem Sinne ist selbstverständlich nur möglich bei solchen Organismen, bei denen der Gametophyt mehrzellig ist; wo das nicht der Fall ist, wie bei manchen Fucaceen, den Tieren usw., da ist eben nur Parthenogenesis, nicht aber Apogamie möglich.

Da der Gametophyt normalerweise in seinen vegetativen Zellen Kerne besitzt, denen die reduzierte Chromosomenzahl zukommt, während für den Sporophyten die diploide Chromosomenzahl das Normale ist, so sind, wenn die Entwicklung von haploidechromosomigen Gametophyten ausgeht, zwei Fälle denkbar: erstens kann die haploide Chromosomenzahl durchgehends beibehalten werden, so daß sie auch den Kernen des apogam entstandenen Sporophyten zukommt. Das ist das, was wir generative Apogamie genannt haben. Zweitens aber ist denkbar, daß durch irgendeinen Prozess vor, bei oder nach dem Beginn der Entwicklung des Sporophyten die Chromosomenzahl verdoppelt wird. Als solchen Vorgang kennen wir die Verschmelzung

der Kerne derjenigen Gametophytenzellen, die den Sporophyten liefern, mit eingewanderten Kernen von Nachbarzellen. Da wir hierin zweifellos einen Vorgang erblicken müssen, der die normale Keimzellbefruchtung ersetzt, haben wir ihn als einen der Amphimixis wie der Apomixis gleichgeordneten Vermehrungsprozeß von der Apogamie getrennt und Pseudomixis genannt.

Die eingehendere Behandlung der Pseudomixis fällt außerhalb unseres Themas, so daß wir nur kurz an einem Beispiele erläutern wollen, wie die Pseudomixis im einzelnen vor sich geht. Sie ist offenbar unter den Pteridophyten weiter verbreitet als wir bis jetzt wissen, und wurde auch bei einem Farn, *Lastrea pseudomas* var. *polydactyla* Wills zuerst entdeckt (von Farmer, Moore und Digby 1903). Die Kernwanderungen finden hier in Zellen der jüngeren

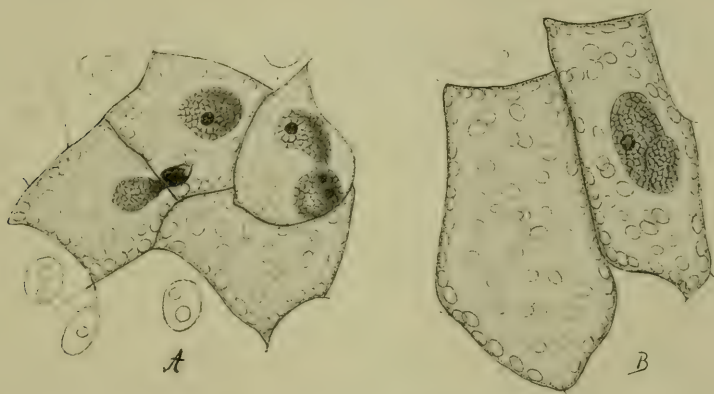


Fig. 6. *Lastrea pseudomas* var. *polydactyla* Wills. Pseudomixis. A. Kernübertritte in verschiedenen Stadien. B. In der einen Prothalliumzelle findet die pseudomixische Kernverschmelzung statt; daneben die entleerte Nachbarzelle, die den übergewanderten Kern geliefert hat.

(Nach Farmer und Digby 1907, Taf. 19, Fig. 46 und 50.)

Teile des Prothalliums statt, und zwar derart, daß der Kern der einen Zelle sich durch eine feine Pore in die Nachbarzelle hinüberzwängt, um hier sofort oder nach einiger Zeit mit deren Kern zu verschmelzen. Da jeder Kern für sich haploidchromosomig ist, so ist damit wie nach der normalen Befruchtung ein Kern hergestellt, der die für den Sporophyten normale Chromosomenzahl besitzt, eine notwendige Konsequenz des ganzen Vorganges, über deren tatsächliches Eintreten sich Farmer und Digby (1907, p. 177) auch durch Zählungen vergewisserten. Damit ist also sichergestellt, daß im Entwicklungsgang der pseudomixischen Organismen derselbe periodische Wechsel zwischen einer haploiden und einer diploiden Generation beibehalten wird, wie er bei der normalen Amphimixis stattfindet.

Für die Apogamie dagegen ist charakteristisch, daß bei den Organismen, bei denen sie vorkommt, beide Generationen, der Sporophyt wie der Gametophyt, dieselbe Chromosomenzahl in allen Kernen führen. Das kann nun entweder die haploide oder die diploide sein. Trifft ersteres zu, so dient als Ausgangspunkt der apogamen Sporophytenbildung ein normal haploides Prothallium, ein Fall, den wir eben schon erwähnt und als generative Apogamie bezeichneten. Ist dagegen die diploide Chromosomenzahl diejenige, die während des ganzen Entwicklungsganges beibehalten wird, so muß ein von vornherein diploidchromosomiger Gametophyt vorhanden sein, und es liegt somatische Apogamie vor.

Bei der generativen Apogamie wäre es übrigens nicht undenkbar, daß die haploide Chromosomenzahl nicht im gesamten Entwicklungszyklus beibehalten würde, sondern daß, nachdem die Entwicklung des Sporophyten mit der haploiden Chromosomenzahl eingesetzt hat, nachträglich in seinen Zellen eine regenerative Verdoppelung der Chromosomenzahl einträte. Ein solcher Fall ist zwar nicht bekannt, sein Vorkommen ist auch nicht sehr wahrscheinlich, aber theoretisch nicht ausgeschlossen. Tritt diese Chromosomenverdoppelung gleich bei der ersten Teilung der Mutterzelle des Sporophyten ein, etwa derart, daß sich deren Kern teilt, daß aber der Kernteilung keine Zellteilung folgt, sondern ein Wiederverschmelzen der Tochterkerne, so wäre das ein Vorgang, der in gewisser Hinsicht einen Übergang zur Pseudomixis darstellte, und der vor allem an die Parthenomixis erinnern und sich zu dieser verhalten würde, wie die Apogamie zur Parthenogenesis, so daß man ihn etwa als somatogene Parthenomixis der oogenen gegenüberstellen könnte, bei welcher letzterer die Zelle, innerhalb deren die Kernfusion eintritt, eine Eizelle ist, während es bei der somatogenen eine vegetative Körperzelle ist. Ehe indessen solche Fälle nicht bekannt sind, hat es wenig Zweck, diese Beziehungen eingehender zu erörtern.

Ebenso könnte auch umgekehrt bei somatischer Apogamie nachträglich, etwa bei der Sporenbildung, eine Reduktionsteilung eingeschaltet werden. Auch dafür aber fehlt es vorerst an Beispielen.

A. Somatische Apogamie.

Als somatische Apogamie bezeichnen wir also denjenigen Modus der Apogamie, bei dem die Mutterzellen des Sporophyten vegetative mit diploidchromosomigen Kernen ausgestattete Zellen des Gametophyten sind. Da nun aber normalerweise die Zellen des Gametophyten stets die reduzierte Chromosomenzahl besitzen, so ist ersichtlich, daß die somatische Apogamie immer mit einem anomalen Vor-

gang verknüpft sein muß, der für den Gametophyten die Folge hat, daß die Kerne seiner Zellen die diploide Chromosomenzahl anstatt der haploiden erhalten. Es muß mit anderen Worten die Reduktionsteilung unterbleiben.

Ein solcher Vorgang ist denn auch in der längst von Farnen und Moosen, neuerdings auch von Phanerogamen bekannten und vielleicht auch bei Thallophyten vorhandenen Aposporie gegeben. Diese besteht darin, daß der Gametophyt nicht wie gewöhnlich aus einer Spore entsteht, deren Kern die haploide Chromosomenzahl führt, sondern dadurch, daß eine oder mehrere vegetative Zellen des Sporophyten, deren Kerne mit der unreduzierten Chromosomenzahl ausgestattet sind, unmittelbar zu einem nun natürlich auch diploidchromosomigen Gametophyten auswachsen. Es muß indessen bemerkt werden, daß die Aposporie auch zur Entstehung normal haploidchromosomiger Gametophyten führen kann, dann nämlich, wenn abnormerweise der Sporophyt durchgängig die reduzierte Chromosomenzahl besitzt, wie das z. B. bei dem generativ apogamen *Nephrodium molle* der Fall ist. Auch kann sich die Aposporie natürlich ebensogut wie mit Apogamie mit Parthenogenese kombinieren, wie das bei *Hieracium* von Rosenberg beobachtet wurde.

Es ist wahrscheinlich, daß die Beziehungen zwischen somatischer Apogamie und Aposporie sehr enge sind, da die erstere ja ohne die letztere nicht denkbar ist, denn für sie ist das Vorhandensein eines diploidchromosomigen Gametophyten Vorbedingung, und ein solcher kann nur durch Aposporie entstehen, oder aus Sporen, die bei sonst typischer Sporangienentwicklung durch Ausschalten der Reduktionsteilung mit der diploiden Chromosomenzahl versehen worden sind. Und zwar wird man annehmen müssen, daß die Aposporie der primäre Vorgang ist, denn sie ist ohne Apogamie, diese aber nicht ohne Aposporie denkbar. Die somatische Apogamie an sich muß ja durchaus nicht etwa notwendig Aposporie nach sich ziehen, da sie einen normalen Sporophyten mit typisch diploider Chromosomenzahl ergibt, der ohne weiteres die Reduktionsteilung bei der Sporenbildung durchführen könnte. Nur würden dann eben keine diploiden Gametophyten wieder entstehen, und damit wäre die somatische Apogamie unmöglich geworden. Andererseits ist freilich auch zu bedenken, daß die Aposporie ihrerseits nicht notwendig Apogamie (oder Parthenogenese) zur Folge haben muß, da ja bei der Entstehung der Eier und Spermatozoen eine Reduktion stattfinden und dann Amphimixis eingreifen könnte, und da wir auch den diploidchromosomigen Eiern und Spermatozoen der apospor erzeugten Gametophyten die Fähigkeit zur Amphimixis nicht ohne weiteres absprechen können: nach ihrer Verschmelzung könnte durch eine Reduktionsteilung die diploide Chromosomenzahl wiederhergestellt werden. Immerhin wird man es als sehr wahr-

scheinlich bezeichnen dürfen, daß der Eintritt der Aposporie mit Veranlassung zur Ausbildung der somatischen Apogamie gegeben hat. Vielleicht wird es möglich sein, experimentell die Beziehungen aufzuhellen, die zwischen den beiden Erscheinungen bestehen, nachdem Goebel (1907) gezeigt hat, daß man bei manchen Farnen dadurch Aposporie künstlich hervorrufen kann, daß man junge Keimblätter von Sporophyten zu regenerativer Prothalliumbildung veranlaßt. — All das gilt natürlich auch für den Fall, daß nicht Aposporie, sondern das Unterbleiben der Reduktion bei sonst typisch verlaufender Sporenbildung als Mittel benutzt wird, den Kernen des Gametophyten die diploide Chromosomenzahl zu verleihen.

Thallophyten. Unter den Thallophyten scheint Aposporie und damit auch somatische Apogamie nicht vorzukommen. In den zusammenfassenden Werken von Oltmanns (1905) und Lotsy (1907), sowie in der Spezialliteratur, soweit sie mir bekannt ist, wird wenigstens nichts über Aposporie bei Algen oder Pilzen angegeben. Denkbar wäre sie aber wohl, etwa bei Organismen wie *Dictyota*, wenn bei ihnen während der Tetrasporenbildung die Reduktionsteilung unterbliebe und aus der diploidchromosomigen Spore ein diploidchromosomiger Gametophyt entstünde, der dann seinerseits bei der Regeneration aus Thallusstücken wieder eine Tetrasporenpflanze lieferte. Der letztere Vorgang wäre als somatische Apogamie anzusehen. Wir werden später in dem Kapitel über die Beziehungen zwischen Apomixis und Generationswechsel noch auf die Möglichkeit eines solchen Vorganges kurz zurückzukommen haben.

Bryophyten. Bei dem Lebermoos *Anthoceros laevis* hat Lang (1901) einen Fall von Aposporie beschrieben, der bisher der einzige unter den Hepaticis geblieben ist. Dagegen ist unter den Laubmoosen das regenerative Entstehen von Gametophyten aus Sporophytengewebe häufiger beobachtet worden (vgl. die p. 325 citierten Angaben). Da der Gametophyt hier sehr wahrscheinlich diploidchromosomig ist, so ist die Möglichkeit ins Auge zu fassen, daß isolierte Teile von ihm Sporophyten aus Blatt- oder Stengelzellen regenerieren könnten. Dieser Vorgang wäre dann als somatische Apogamie anzusehen. Es wäre erwünscht, daß die apospor entstandenen Moospflänzchen daraufhin näher untersucht würden. —

Während so das Bestehen von somatischer Apogamie bei Thallophyten und Bryophyten zwar keineswegs als unmöglich, aber auch nicht gerade als sehr wahrscheinlich bezeichnet werden kann, liefern uns die

Pteridophyten mehrere genau festgestellte Beispiele dafür. Ja es darf wohl als wahrscheinlich angesehen werden, daß die Mehrzahl der von Pteridophyten überhaupt bekannten Fälle von Apogamie hierhergehören. Sicher sagen läßt sich das aber natürlich nur von

solchen Formen, die genau cytologisch untersucht sind, und das sind vorerst nicht allzuvieler.

Athyrium Filix-foemina var. *clarissima* Jones. Dieser von Farmer und Digby (1907, p. 163) genauer untersuchte Farn bildet an den Wedeln aus einer peripher gelegenen Zelle des Sporangiums, also apospor, ein Prothallium, das typisch gebaut sein, aber auch Abweichungen von der normalen Gestaltung aufweisen kann, auf deren nähere Schilderung wir indessen hier verzichten müssen. Bemerkenswert und durch zahlreiche Chromosomenzählungen der Autoren über allen Zweifel sichergestellt, ist, daß bei der apogamen Entstehung des Prothalliums keine Reduktion der Chromosomenzahl stattfindet, so daß also der apogam entstandene Gametophyt hier die diploide Chromosomenzahl, etwa 90, besitzt. Auch für die durchaus normal gestalteten Prothallien gilt das. An diesen werden nun normale Antheridien und Archegonien gebildet, in welchen letzteren allerdings gewöhnlich die Eizelle verhältnismäßig frühzeitig abortiert. Die Spermatozoen dagegen kommen zur fertigen Ausbildung, ohne daß auch dabei eine Reduktionsteilung stattfände, so daß wir diploid-chromosomige Spermatozoen erhalten. Diese sind durchaus typisch geformt, nur — den Regeln der Kernplasmarelation entsprechend — übernormal groß; sie sind lebhaft beweglich und werden durch reife Archegonien angelockt, sind also normal chemotaktisch empfindlich. Trotzdem kommt niemals eine Befruchtung zustande, schon deswegen nicht, weil eben das Ei meistens frühzeitig zugrunde geht. An dem Prothallium aber entsteht nichtsdestoweniger ein Embryo, und zwar durch Ausknospen einer Anzahl vegetativer Prothalliumzellen, die gewöhnlich dem Scheitel des meistens knollenförmig gestalteten Gametophyten genähert liegen. Da die Zellen, die dem zum Sporophyten auswachsenden Embryo den Ursprung geben, Kerne besitzen, die mit der diploiden Chromosomenzahl ausgestattet sind, so handelt es sich in diesem Falle also in der Tat um somatische Apogamie.

Bisher ist zwar *Athyrium Filix-foemina* var. *clarissima* Jones der einzige Farn, von dem die cytologische Untersuchung somatische Apogamie ergeben hat; man wird indessen vermuten dürfen, daß solche in sehr vielen von den Fällen eintritt, wo sich bei Pteridophyten Aposporie mit Apomixis kombiniert. Ebensogut könnte, worauf schon hingewiesen wurde, in diesem Falle freilich auch generative Apogamie oder aber somatische oder generative Parthenogenesis in Betracht kommen, und es kann natürlich nur durch die cytologische Untersuchung von Fall zu Fall entschieden werden, welche der erwähnten Apomixis-Arten eingeschlagen worden ist. Ist die Apomixis aber nicht mit Aposporie verbunden, das Prothallium also auf dem normalen Wege aus einer die reduzierte Chromosomenzahl führenden Spore hervorgegangen, so kann es sich natürlich nur

entweder um *Pseudomixis* oder aber um generative Parthenogenesis oder Apogamie handeln.

Phanerogamen. Auch von einigen wenigen Phanerogamen ist somatische Apogamie bekannt.

Sie ist hier zunächst denkbar als Ausnahmefall bei Pflanzen mit somatischer Parthenogenesis derart, daß ein Embryo anstatt aus der Eizelle aus einer Synergide oder Antipode entsteht, wobei wir in diesen beiden Zellkategorien Prothalliumreste erblicken. Solche Synergiden- und Antipodenembryonen kommen ja bei manchen poly-

embryonaten Phanerogamen vor, unter den parthenogenetischen Pflanzen ist es aber wohl allein *Alchimilla*, bei der als gelegentliche Ausnahme somatische Apogamie beobachtet worden ist. Murbeck (1902, p. 4) beschreibt einen solchen Fall bei der somatisch parthenogenetischen *Alchimilla sericata* Rchb. (vgl. Fig. 7).

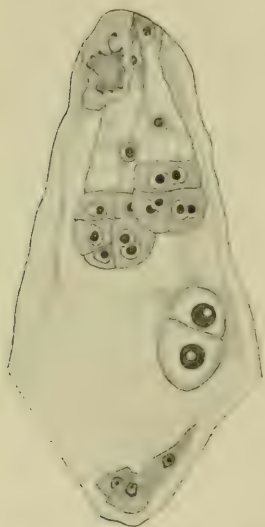


Fig. 7. *Alchimilla sericata* Rchb. Apogame und parthenogenetische Embryobildung nebeneinander.

Erklärung im Text. (Nach Murbeck 1902, Fig. 4.)

Wie man sieht, sind hier im Embryosack zwei nebeneinander inserierte Embryonen vorhanden, und es kann nicht zweifelhaft sein, daß der eine aus dem Ei, der andere aus der einen Synergide hervorgegangen ist. Der Antipodenapparat ist normal entwickelt, die zweite Synergide schon halb verschleimt. Wir haben also hier neben dem somatisch-parthenogenetisch aus dem Ei entstandenen Keim einen zweiten Embryo, der somatisch-apogam entstanden ist, da er aus einer vegetativen, diploidkernigen Zelle des Gametophyten ohne Befruchtung erwachsen ist.

Während aber, wie schon erwähnt, dieser Modus der somatischen Apogamie bisher ganz vereinzelt dasteht, ist ein anderer innerhalb der merkwürdigen Familie der Balanophoraceen offenbar weiter verbreitet. Hier wurde die somatische Apogamie durch die Untersuchungen von Treub (1898) an *Balanophora elongata* Bl. sichergestellt, und seine Resultate sind von Lotsy (1899) durch Forschungen über *Balanophora globosa* Jungh. durchaus bestätigt worden, während schon vor Treub van Tieghem (1896) für *Balanophora indica* Wall. an allerdings vielleicht ungenügend fixiertem Material Befruchtungsbedürftigkeit konstatiert hatte.

Bei *Balanophora elongata* geht zunächst die Entwicklung des Gametophyten normal vor sich bis zum Stadium der Achtkernigkeit

(vgl. Fig. 8 auf folgender Seite). Die acht Kerne sind wie üblich in zwei Tetraden an den Polen des scharf umgekrümmten Embryosacks angeordnet, von denen die den Eiapparat enthaltende die polare, die andere die antipolare Tetrade genannt sei. Die letztere geht stets frühzeitig zugrunde, ohne daß es auch nur zur Ausbildung von Antipodenzellen gekommen wäre. Auch der ganze Eiapparat abortiert sehr bald schon, nachdem er sich individualisiert hat, und so bleibt einzig und allein der polare Polkern übrig, der sich von vornherein durch seine beträchtliche Größe von den anderen Kernen der polaren Tetrade unterscheidet.

Aus ihm nun entwickelt sich, und zwar ohne daß vorher eine Verschmelzung mit dem um diese Zeit schon abortierten antipolaren Polkern stattgefunden hätte, ein ziemlich groß- und wenigzelliges Gewebe, das natürlich als Endosperm, als Prothallium aufzufassen ist. Und nun wird eine central gelegene Zelle dieses Endosperms zur Embryomutterzelle. Der ganze Vorgang spielt sich ab, ohne daß Befruchtung oder auch nur Bestäubung vorhergegangen ist. *Balanophora globosa* Jungh. verhält sich nach Lotsy (1899) in allen Einzelheiten ebenso. Es kommt bei ihr dazu, daß männliche Exemplare auf großen Gebieten, wo die weibliche Pflanze sehr häufig und durchaus fertil ist, gar nicht mehr vorkommen, während *Balanophora elongata* noch in vielen männlichen Individuen vorhanden ist.

Auch die ebenfalls zu den Balanophoraceen gehörige *Helosis guyanensis* Rich. schließt sich in ihrer Embryobildung nach Chodat und Bernard (1900) durchaus an *Balanophora elongata* an. Dagegen liegen die Dinge bei der Balanophoracee *Rhopalocnemis phalloides* Jungh. nach den Untersuchungen von Lotsy (1901) anders, so daß die Treub'schen Befunde bei *Balanophora elongata* nicht etwa als typisch für die Balanophoraceen überhaupt gelten können, nebenbei bemerkt ein Hinweis darauf, daß nicht etwa die eigenartige parasitische Lebensweise der Familie direkt mit der eigenartigen Fortpflanzungsweise verknüpft ist. *Rhopalocnemis phalloides* also bildet überhaupt nur äußerst selten Samen aus; wenn das aber geschieht, so spricht alles dafür, daß der Embryo aus der normal befruchteten Eizelle hervorgeht. Bleibt die Befruchtung aus, so stirbt die ganze weibliche Blüte ab, nachdem innerhalb des Embryosackes die Entwicklung nicht weiter als bis zur Bildung des primären Endospermkernes gegangen war. Lotsy bemerkt zwar (l. c., p. 90), „that no parthenogenesis occurs has not been proved“, doch sprechen seine Befunde fast zwingend für die Notwendigkeit der Befruchtung zur Embryobildung.

Auch die ja wenigstens früher allgemein zu den Balanophoraceen gestellte Gattung *Cynomorium* ist nach Pirotta und Longo (1901) und Juel (1903) normalsexual.

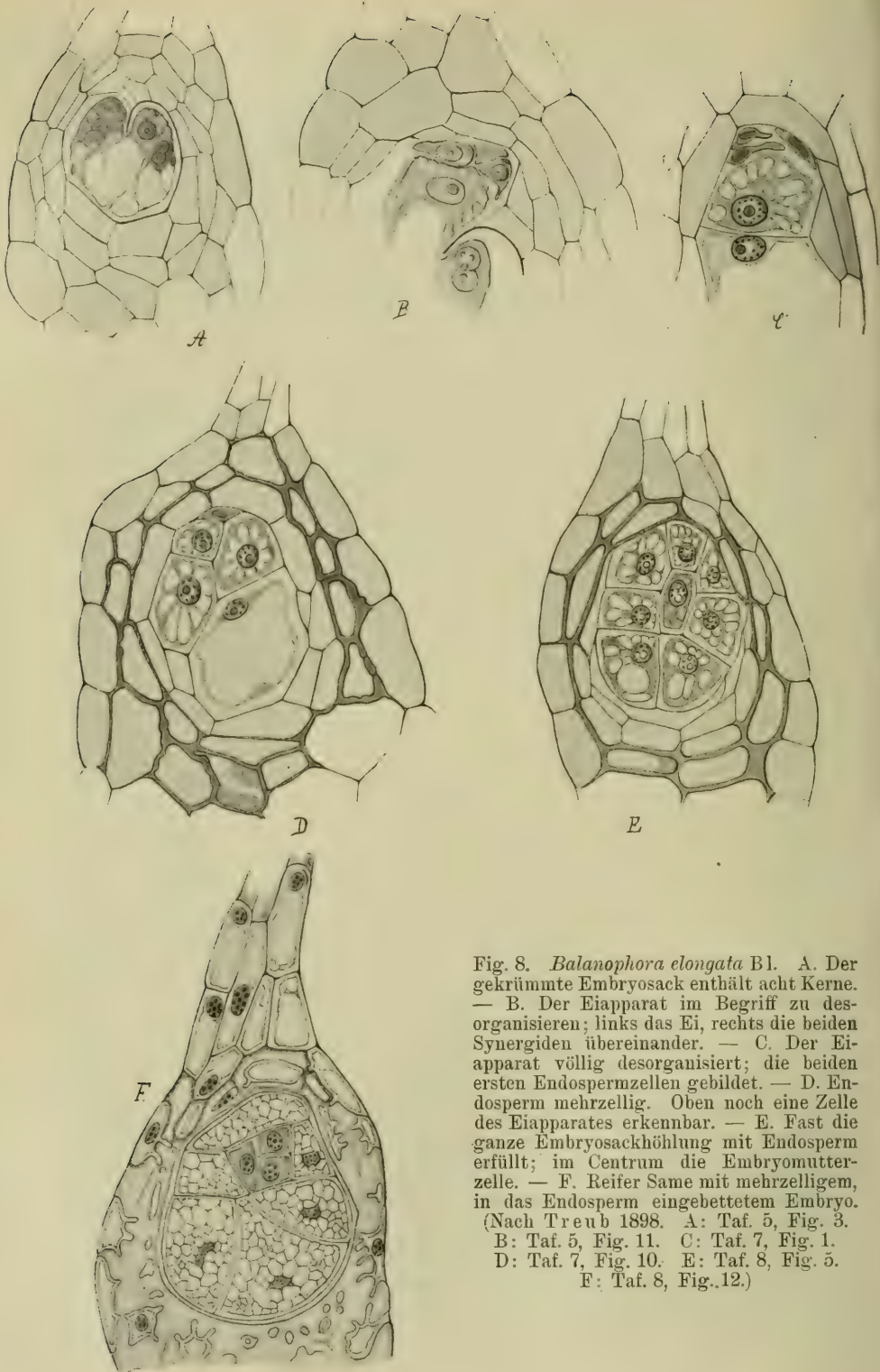


Fig. 8. *Balanophora elongata* Bl. A. Der gekrümmte Embryosack enthält acht Kerne. — B. Der Eiapparat im Begriff zu desorganisieren; links das Ei, rechts die beiden Synergiden übereinander. — C. Der Eiapparat völlig desorganisiert; die beiden ersten Endospermzellen gebildet. — D. Endosperm mehrzellig. Oben noch eine Zelle des Eiapparates erkennbar. — E. Fast die ganze Embryosackhöhlung mit Endosperm erfüllt; im Centrum die Embryomutterzelle. — F. Reifer Same mit mehrzelligem, in das Endosperm eingebettetem Embryo. (Nach Treub 1898. A: Taf. 5, Fig. 3. B: Taf. 5, Fig. 11. C: Taf. 7, Fig. 1. D: Taf. 7, Fig. 10. E: Taf. 8, Fig. 5. F: Taf. 8, Fig. 12.)

Für alle die erwähnten apogamen Balanophoraceen muß übrigens noch untersucht werden, ob bei ihnen im Verlaufe der Makrosporenentwicklung eine Reduktionsteilung durchgeführt wird oder nicht. Die bisherigen Untersucher äußern sich darüber nicht, doch muß es auf Grund der von ihnen gegebenen Abbildungen, wie schon Juel (1900, p. 41) bemerkt, als sehr wahrscheinlich gelten, daß die Reduktionsteilung unterbleibt, so daß also alle Kerne des Embryosacks die diploide Chromosomenzahl führen. Sollte aber, was theoretisch natürlich nicht ausgeschlossen ist, doch eine Reduktionsteilung vor sich gehen, die Elemente des Embryosacks also haploidchromosomig sein, so wäre die Apogamie der Balanophoraceen nicht als somatische, sondern als generative aufzufassen. Eine solche könnte übrigens auch dann vorliegen, wenn die Reduktion deshalb unterbliebe, weil schon der Sporophyt nur haploidchromosomig ist. Es müßte also unter allen Umständen durch den Vergleich mit der Mikrosporenentwicklung festgestellt werden, ob der Sporophyt haploid- oder diploidchromosomig ist. Der Nachweis also, daß die Reduktion ausgeschaltet wird, berechtigt noch nicht zu der Schlußfolgerung, daß die dauernd beibehaltene Chromosomenzahl die diploide sei; diese Schlußfolgerung ist vielmehr erst dann berechtigt, wenn gleichzeitig nachgewiesen wird, daß bei der Mikrosporenentwicklung tatsächlich eine Reduktion der Chromosomenzahl erfolgt. Unterbleibt diese aber auch bei der Pollenentwicklung, so wäre daraus zu folgern, daß der ganze Entwicklungsgang der Pflanze mit der haploiden Chromosomenzahl durchgemacht wird, und dies Verhalten wäre im vorliegenden Falle als generative Apogamie aufzufassen. Ehe solche genaue Untersuchungen nicht vorliegen, läßt sich natürlich auch keine definitive Entscheidung geben. Immerhin wird man es aus verschiedenen Gründen vorläufig für wahrscheinlicher halten dürfen, daß somatische, als daß generative Apogamie vorhanden ist, weshalb wir eben auch die Balanophoraceen in diesem Kapitel mit behandelt haben.

B. Generative Apogamie.

Generative Apogamie liegt vor, wenn aus einer vegetativen Zelle des Gametophyten, der in allen seinen Kernen die für den Gametophyten normale haploide Chromosomenzahl führt, direkt, ohne vorhergehende pseudomiktische Kernverschmelzung ein Sporophyt entsteht. Dabei sind wie bei der generativen Parthenogenesis theoretisch zwei Fälle zu unterscheiden, je nachdem nämlich bei der Entwicklung des apogam entstandenen Sporophyten die Chromosomenzahl regenerativ verdoppelt wird oder nicht (vgl. p. 352). Im ersteren Falle würde sich also der Entwicklungsgang mit periodischem Wechsel der Chromo-

somenzahl vollziehen, im letzteren Falle bliebe diese immer konstant die haploide. Alle bisher bekannten Fälle von generativer Apogamie haben die zweite der beiden Möglichkeiten verwirklicht, regenerieren also die diploide Chromosomenzahl nicht.

Bei den Moosen, die ja einen sehr regenerationsfähigen vielzelligen Gametophyten besitzen, ist kein Vorkommen von generativer Apogamie bekannt. Es würde vorliegen, wenn etwa aus einem isolierten regenerierenden Moosblatt unmittelbar ein Sporogon entstünde. Wenn aber Teile des Moosgametophyten, der in dieser Hinsicht ja ziemlich genau untersucht ist, überhaupt regenerieren, so bilden sie stets wieder Gametophytengewebe, nie aber unmittelbar einen Sporophyten.

Dagegen liefern uns die Pteridophyten Beispiele generativer Apogamie. Bisher sind allerdings mit Sicherheit nur ihrer zwei bekannt geworden, die kurz angeführt seien.

Lastrea pseudomas var. *cristata apospora* Druery. Abgeschnittene Wedel dieses Farnes bilden nach Farmer und Digby (1907, p. 180) reichlich Prothallien durch Aposporie; die Prothallien entstehen also nicht aus keimenden Sporen, sondern direkt aus Blattzellen, die gewöhnlich der Spitze eines Fiederchens angehören. An diesen mehr oder weniger typisch herzförmig gestalteten Gametophyten entstehen Antheridien reichlich, niemals dagegen Archegonien. Trotzdem entsprossen ihnen Embryonen, die aus einer unmittelbar hinter dem Vegetationspunkt gelegenen Zellgruppe entstehen, also apogam. Eine Reduktion der Chromosomenzahl findet während des ganzen Entwicklungsgangs sicher nicht statt, weder bei der aposporen Prothalliumbildung noch auch bei der Spermatozoenentwicklung in den Antheridien. Auch pseudomiktische Kernverschmelzung ist nicht zu beobachten. So bleibt im ganzen Lebenszyklus des Farnes die Chromosomenzahl in allen Kernen, sowohl des Gametophyten als des Sporophyten, konstant 60.

Was nun hier die Vermutung, daß generative Apogamie vorliegt, daß also der ganze Entwicklungsgang hier mit der haploiden Chromosomenzahl durchgemacht wird, fast zur Gewißheit erhebt, ist die Tatsache, daß bei der typischen *Lastrea pseudomas* die reduzierte Chromosomenzahl 72, die diploide also 144 beträgt. Und da auch bei den anderen, nicht generativ apogamen Varietäten von *Lastrea pseudomas* die Chromosomenzahl im Sporophyten immer wenigstens über 100 beträgt, so ist die Annahme gewiß gerechtfertigt, daß auch bei der var. *cristata apospora* die diploide Chromosomenzahl etwa 120 sein dürfte, daß also der apogam entstandene Sporophyt in der Tat nur die haploide Chromosomenzahl in seinen Kernen führt.

Nephrodium molle Desv. Noch beweisender für das tatsächliche Vorhandensein generativer Apogamie ist das von Yama-

nouchi (1907) bisher nur in einer kurzen vorläufigen Mitteilung geschilderte Verhalten von *Nephrodium molle* Desv.

Man findet bei diesem Farn nebeneinander sexuell und apogam entstandene Sporophyten, die sich äußerlich in keinerlei Weise unterscheiden. In den Prothallien von beiden betrug die Chromosomenzahl in allen Kernen 64 oder 66, und diese Zahl wird bei den sexuell entstandenen Sporophyten natürlich durch die Befruchtung auf 128 oder 132 erhöht. Bei den apogamen Prothallien dagegen, an denen zwar zahlreiche Antheridien mit normal beweglichen Spermatozoen, aber keine Archegonien entstehen, werden Prothalliumzellen direkt ohne pseudomiktische Kernverschmelzung oder regenerative Verdoppelung der Chromosomenzahl zum Embryo, so daß also der apogam entstandene Sporophyt nur haploidchromosomig, dabei aber äußerlich völlig gleich dem diploidchromosomigen sexuell erzeugten Sporophyten ist. In diesem Falle kann es also nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, daß generative Apogamie vorliegt.

Die beiden eben geschilderten Fälle sind bisher die einzigen sichergestellten Beispiele für generative Apogamie im Pflanzenreiche. Doch läßt es sich wohl kaum bezweifeln, daß sich gerade unter den Pteridophyten noch andere finden werden. Sind doch von den sehr zahlreichen apogamen Farnen erst sehr wenig bisher genauer cytologisch untersucht. Aber selbst wenn sie vereinzelt bleiben sollten, genügten sie vollständig zur Feststellung der prinzipiell sehr wichtigen Tatsache, daß durchaus normal gestaltete Sporophyten mit durchweg haploidchromosomigen Kernen möglich sind. Man kann hiernach jedenfalls das Bestehen generativer Apogamie und Parthenogenesis auch bei höheren Pflanzen nicht mehr für unmöglich oder auch nur für unwahrscheinlich halten, wie das z. B. Strasburger (1907, p. 166) tut.

Ob tatsächlich bei höheren Pflanzen generative Apogamie vorkommt, ist noch unentschieden, wenn auch darüber noch nicht viel Untersuchungen vorliegen. Möglicherweise gehören die Fälle hierher, wo sich Embryonen ohne Befruchtung aus Synergiden oder Antipoden bilden. Diese sind ja vegetative Zellen des Gametophyten, und wenn aus ihnen ohne vorhergehende Amphi- oder Pseudomixis Sporophyten entstehen, so läge, da sie ja normalerweise haploidchromosomige Kerne besitzen, generative Apogamie vor.

Am besten bekannt ist hier durch die Untersuchungen von Tretjakow (1895) und Hegelmaier (1897) das Verhalten des polyembryonaten *Allium odorum* L., bei dem innerhalb des normal gestalteten Embryosackes nach erfolgter Befruchtung der Eizelle, und nur dann, sich eine, zwei oder alle drei Antipoden zu Embryonen entwickeln. Es ist dabei durch beide Forscher konstatiert, daß der Pollenschlauch sich nicht weiter hinab als bis zum Eiapparat bewegt

und daß auch nur immer ein Pollenschlauch in den Embryosack eintritt, so daß es sich also nicht etwa um eine Befruchtung der Antipoden handeln kann, wie sie sonst wohl gelegentlich vorkommen mag. (Dagegen dürfte das nicht seltene und auch bei *Allium odorum* konstatierte Vorkommen von Synergidenembryonen sich wohl zu allermeist durch eine Befruchtung der Synergiden erklären lassen.)

Es ist nun allerdings noch nicht sicher, ob wirklich keimfähige Pflänzchen aus diesen Antipodenembryonen hervorgehen können. Nach Hegelmaier entwickeln sich die Antipodenkeime niemals sehr weit, während Tretjakow angibt, solche in schon sehr weit fortgeschrittenem Stadium gesehen zu haben. Der Fall verdiente eine erneute Untersuchung mit spezieller Berücksichtigung der cytologischen Verhältnisse. Solange diese noch nicht vorliegt, ist man auf Vermutungen angewiesen, wird aber immerhin mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen dürfen, daß die Entwicklung des Gametophyten normal vor sich gegangen ist, daß also eine Reduktionsteilung stattfand, und die Antipoden somit haploidchromosomig sind. Es lägen dann hier also tatsächlich wenigstens die Anfänge zu einer generativ apogamen Entwicklung vor.

Viertes Kapitel.

Die Parthenogenesis.

Parthenogenesis ist die apomiktische Entstehung eines Sporophyten aus einem Ei. Wie bei der Apogamie haben wir auch bei der Parthenogenesis eine somatische und eine generative Modifikation zu unterscheiden, je nachdem das unbefruchtete Ei, das sich zum Sporophyten entwickelt, einen Kern mit der diploiden oder mit der haploiden Chromosomenzahl besitzt. Wir sehen auch dann, wenn der Keimzellkern mit der unredueierten Chromosomenzahl ausgerüstet ist, in dieser Keimzelle ein Ei oder ein Spermatozoon, eine Auffassung, die nicht von allen Forschern geteilt wird. Doch müssen wir den Nachweis für die Richtigkeit unserer Auffassung einem späteren Kapitel vorbehalten.

Die Zahl der Fälle echter Parthenogenesis, die noch bis vor wenigen Jahren sehr beschränkt war, hat sich durch die Untersuchungen der letzten Zeit auffällig erhöht, und man wird ohne weiteres vermuten dürfen, daß sich auch noch mehr Pflanzen als parthenogenetisch erweisen werden. Sind doch bisher begreiflicher-

weise noch verhältnismäßig wenig Gewächse ganz genau auf ihre Fortpflanzungsverhältnisse hin untersucht worden. Immerhin wird die Parthenogenesis stets als im allgemeinen nicht häufiger Ausnahmefall anzusehen sein, wenigstens was die habituelle Parthenogenesis anbelangt; inwieweit etwa die normal amphimiktischen Pflanzen unter gewissen Bedingungen experimentell zu künstlicher Parthenogenesis veranlaßt werden können, ist natürlich eine andere Frage. Jedenfalls ist zur exakten Entscheidung der Frage, ob bei einer bestimmten Species Parthenogenesis vorliegt resp. möglich ist oder nicht, durchaus ihre experimentelle und cytologische Behandlung nötig. Denn wie wenig hier die biologische Beobachtung allein sichere Schlußfolgerungen zu ziehen gestattet, geht aus der überraschenden Feststellung z. B. hervor, daß der Löwenzahn habituell parthenogenetisch ist, eine Pflanze, bei der man das auf Grund unzähliger Beobachtungen über den sehr zahlreichen Insektenbesuch und die regelmäßig dabei stattfindende Pollenübertragung gewiß nicht erwartet hatte. Und so mag unter den Pflanzen, von denen wir auf Grund biologischer Beobachtungen annehmen, daß sie regelmäßig bestäubt werden, noch manche parthenogenetische (oder apogame) Art sein. Die Entscheidung darüber, ob eine Pflanze tatsächlich amphimiktisch ist, kann also immer erst exakt die direkte Konstatierung der erfolgten Befruchtung ergeben.

A. Somatische Parthenogenesis.

Wir bezeichnen als somatische Parthenogenesis die ohne vorhergehende Befruchtung erfolgende Entwicklung einer Eizelle zum Embryo, deren Kern von vornherein die diploide Chromosomenzahl führt. Da nun die Eizelle als Zelle des Gametophyten normalerweise einen haploidchromosomigen Kern besitzt, so ist klar, daß auch die somatische Parthenogenesis wie die somatische Apogamie mit einem Vorgang verbunden sein muß, der den Kernen der Gametophytenzellen anstatt der für sie typischen haploiden die diploide Chromosomenzahl verleiht.

Es sind zwei Modalitäten denkbar, durch die das erreicht werden kann, und für beide sind auch Beispiele bekannt. Erstens kann sich die somatische Parthenogenesis mit Aposporie kombinieren, d. h. also, es kann eine normale, also diploidchromosomige Sporophytenzelle unmittelbar zum Gametophyten auswachsen. Zweitens aber kann der Gametophyt auf dem gewöhnlichen Wege, also aus einer Spore hervorgehen, wobei aber die sonst bei der Sporenbildung stattfindende Reduktionsteilung unterbleibt. Bei den höheren Pflanzen ist der letztere Fall der häufigere. Welcher von beiden jeweils realisiert

ist, wird natürlich bei der Besprechung der einzelnen Arten zu erwähnen sein.

Die Mehrzahl der Pflanzen, die überhaupt parthenogenetisch sind, sind, wenigstens insofern es sich um Archegoniaten und Phanerogamen handelt, somatisch parthenogenetisch. Das hängt wohl zweifellos damit zusammen, daß bei Archegoniaten wie bei Phanerogamen die Sporophytengeneration, diejenige also, für die die diploide Chromosomenzahl die normal vorhandene ist, so stark morphologisch über die oft nur wenigzellige Gametophytengeneration dominiert. Und da bei der Parthenogenesis die eine Generation mit der abnormen Chromosomenzahl ausgestattet werden muß, so entfernt sich der ganze Entwicklungsgang weniger von der Norm, wenn die kleine haploide, als wenn die große so sehr viel stärker ausgebildete diploide Generation die abnorme Chromosomenzahl erhält. Umgekehrt ist es oft bei den Thallophyten. Doch ist unseres Erachtens hierauf nicht allzuviel Gewicht zu legen und die principielle Bedeutung, die der Besitz der „normalen“ Chromosomenzahl für die Generation hat, nicht zu überschätzen, da ebenso wie die morphologisch geringer ausgebildete Generation die stärker entwickelte bei durchaus typischer Gestaltung mit der abnormen Chromosomenzahl vegetieren kann, wie z. B. der diploidchromosomige Gametophyt der apospor entstandenen Laubmoose und der haploidchromosomige Sporophyt der generativ apogamen Farne beweisen.

Von den Thallophyten und den Bryophyten sind bisher noch keine Vorkommnisse von Parthenogenesis bekannt geworden, die sich mit Sicherheit unter die Rubrik der somatischen Parthenogenesis bringen ließen. Doch sei unter Verweisung auf unser zweites Kapitel daran erinnert, daß vielleicht manche von den Ascomyceten, ferner *Chara crinita* hierher gehören. Auch die apospor entstandenen Moose wären hier zu nennen, falls sie, was freilich nach den bisher vorliegenden Mitteilungen nicht sehr wahrscheinlich ist (vgl. p. 326), spontan parthenogenetisch sein sollten.

Pteridophyten. Unter den „apogamen“ Farnen sind mehrere Formen, bei denen die nähere Untersuchung ergeben hat, daß sie somatisch parthenogenetisch sind. Es sind das *Athyrium Filix-foemina* var. *clarissima* Bolton, *Scolopendrium vulgare* var. *crispum Drummondiae* und wahrscheinlich auch *Athyrium Filix-foemina* var. *unco-glomeratum* Stansfield nach Farmer und Digby (1907), und *Marsilia Drummondii* R. Br. nach Shaw (1897) und Strasburger (1907).

Athyrium Filix-foemina var. *clarissima* Bolton erzeugt, wie zuerst von Druery festgestellt wurde, apospor Prothallien aus den Spitzen der Fiedern oder in der Nähe der stets sterile Sporangien besitzenden Sori. An diesen Prothallien entstehen sehr reichlich Embryonen, die ausnahmslos aus Eizellen hervorgehen. Diese finden sich

in durchaus typisch gestalteten Archegonien, wie auch die Antheridien ganz normal ausgebildet sind und zahlreiche Spermatozoen enthalten, die sich in keinerlei Weise von denen des typischen amphimiktischen *Athyrium Filix-foemina* unterscheiden, lebhaft beweglich sind und dank ihrer normalen chemotaktischen Empfindlichkeit in den Hals des Archegoniums eindringen. Zu einer normalen Befruchtung aber kommt es nicht, da nie ein Spermatozoon in das Ei selbst eindringt, so daß, wenn die männlichen Elemente hier überhaupt einen Einfluß auf die Entwicklung des Eies haben, dieser in einer stofflichen Reizung bestehen müßte, die von dem bis in die Nähe des Eies vorgedrungenen Spermatozoon ausginge. Sehr wahrscheinlich ist eine solche Einwirkung nicht; da es aber Farmer und Digby bei der Reichlichkeit, mit der beiderlei Sexualorgane an den Prothallien erzeugt werden, nicht gelang, rein weibliche Prothallien isoliert zu beobachten, so muß die Möglichkeit einer Mitwirkung des Spermatozoons offen bleiben.

Als noch nicht über alle Zweifel experimentell sichergestellt muß freilich aus demselben Grunde die Parthenogenesis hier überhaupt gelten. Alle etwaigen Zweifel werden aber durch die Tatsache behoben, daß der Kern des Eies bei seiner ersten Teilung nicht mehr Chromosomen besitzt, als er vorher hatte, was natürlich beim Stattfinden einer Befruchtung unmöglich wäre. Und zwar beträgt die Chromosomenzahl etwa 84. Sie kehrt in allen Zellen des Prothalliums und in allen Zellen des Sporophyten wieder, bleibt also während des ganzen Entwicklungsganges konstant, so daß die beiden Generationen die gleiche Chromosomenzahl besitzen, und in keinem Entwicklungsstadium eine Reduktionsteilung eingeschaltet wird.

Daß es nun hier die diploide und nicht die haploide Chromosomenzahl ist, die sowohl der Sporophyt wie der Gametophyt besitzen, geht mit sehr großer Wahrscheinlichkeit daraus hervor, daß die Prothalliumkerne des typischen *Athyrium Filix-foemina* gegen 40, seine Sporophytenkerne gegen 80 Chromosomen führen. Das Unterbleiben der Reduktionsteilung bei der Sporenbildung gibt uns an sich natürlich noch keine Anhaltspunkte dafür, daß es sich um die unreducierte Chromosomenzahl handelt, da die Reduktion ja auch dann ausbleiben müßte, wenn die haploide Chromosomenzahl allein vorhanden wäre.

Wir haben also hier einen Sporophyten mit der für ihn normalen und einen Gametophyten mit der für ihn abnormen Chromosomenzahl, und es ist beachtenswert, daß der letztere auch bei der Ausbildung der Keimzellen die zu hohe Chromosomenzahl nicht durch die Einschaltung einer Reduktionsteilung korrigiert. Besonderer Nachdruck ist auch darauf zu legen, daß der Sporophytenembryo immer und ausnahmslos aus dem Ei, niemals aus einer anderen Prothalliumzelle hervorgeht, immer also parthenogenetischer und nie apogamer Entstehung ist. Man muß daraus schließen, daß zwischen dem Ei und

allen anderen Prothalliumzellen trotz der gleichen abnormen Chromosomenzahl, die beide besitzen, wesentliche Unterschiede bestehen, eine Schlußfolgerung, auf die wir noch werden zurückzukommen haben.

Es sei noch bemerkt, daß, wie Farmer und Digby ausdrücklich festgestellt haben, im ganzen Prothallium keine pseudomiktischen Kernwanderungen und Verschmelzungen vor sich gehen.

Ganz ähnlich scheint sich auch *Athyrium Filix-foemina* var. *uncoglomeratum* Stansfield zu verhalten, doch gelang es Farmer und Digby (1907, p. 171) bisher noch nicht, den Vorgang der Embryobildung im einzelnen zu beobachten. Aposporie ist auch bei dieser Varietät vorhanden, und der Embryo entsteht an den mit Archegonien und Antheridien versehenen Prothallien stets endogen und in Verbindung mit einem Archegonium. Die Chromosomenzahl beträgt etwa 100 und bleibt konstant dieselbe in allen Entwicklungsstadien. Kernwanderungen im Prothallium ließen sich nicht beobachten. Bis auf weiteres wird man annehmen dürfen, wie aus diesen Angaben hervorgeht, daß sich die var. *uncoglomeratum* Stansfield wie die *clarissima* Bolton verhält, also somatisch parthenogenetisch ist.

Dagegen ist es wieder bei *Scolopendrium vulgare* var. *crispum Drummondiae* sicher, daß der Sporophytenkeimling aus der unbefruchteten Eizelle entsteht (Farmer und Digby 1907, p. 172 ff.). Bei dieser Form entspringen apospor dem Rande des Blattes zahlreiche Prothallien, an denen sich Antheridien und Archegonien ausbilden, beide in durchaus typischer Weise. Doch kommt es nie zur Befruchtung, die oft geradezu unmöglich wäre, da sich das Ei, schon ehe der Archegoniumhals sich öffnet, mit einer Membran umgeben kann. Kernübertritte sind nicht zu beobachten. Der Embryo entwickelt sich aus der unbefruchteten Eizelle. Eine Reduktion der Chromosomenzahl findet weder beim Übergang vom Sporophyten zum Gametophyten noch auf sonst einem Entwicklungsstadium statt, so daß alle Kerne etwa 80 bis 100 Chromosomen besitzen. Daß das die diploide Chromosomenzahl ist, wird dadurch äußert wahrscheinlich gemacht, daß das typische *Scolopendrium vulgare* im Sporophyten Kerne mit 64, im Gametophyten solche mit 32 Chromosomen führt.

In allem Wesentlichen ebenso wie die eben besprochenen Polypodiaceen verhält sich unter den Marsiliaceen *Marsilia Drummondii* R. Br.

Bei dieser Art hatte zuerst Shaw (1897) festgestellt, daß „over 50 p. c. of the isolated female prothallia produced embryos, while not more than 69 p. c. of those which were mixed with male prothallia produced embryos“. Durch diese Angaben von Shaw bestimmt, wählte Nathansohn (1900) Marsilien zu seinen Versuchen, experimentell durch Temperaturerhöhung Parthenogenese bei an sich amphimiktischen Pflanzen zu inducieren. Auf seine positiven Angaben, wonach

das bei *Marsilia vestita* und einigen anderen Arten gelungen sein soll, brauchen wir nicht einzugehen, da Strasburger (1907, p. 141 ff.) bei einer sorgfältigen Nachuntersuchung Nathansohn's Angaben nicht bestätigen konnte. Darnach ist also anzunehmen, daß mit einziger Ausnahme der *Marsilia Drummondii*, die sich als somatisch parthenogenetisch erwies, alle Marsilia-Arten obligatorisch amphimiktisch sind (untersucht wurden bisher von Strasburger l. c. *Marsilia elata*, *hirsuta*, *nardu*, *quadrifoliata* und *vestita*; bei *Marsilia salvatrix* hat Hanstein 1865 die Befruchtung beobachtet. Nur bei *Marsilia macra* führt Strasburger l. c., p. 157 Beobachtungen an, die darauf schließen lassen, daß sie sich vielleicht ähnlich wie *M. Drummondii* verhält). Auch die Angabe von Nathansohn (l. c., p. 109), er habe bei *Pilularia*, bei der Sadebeck (nach brieflicher Mitteilung an Herrn Pfeffer) adventive Embryobildung beobachtet habe, „gelegentlich auch echte Parthenogenesis konstatieren“ können, kann als nicht genügend begründet angesehen werden; zu beachten ist jedenfalls, daß Arcangeli (1876) ausdrücklich experimentell feststellte, daß am Prothallium von *Pilularia*, wenn die Eier nicht befruchtet werden, propagative Wucherungen auftreten, während die Eier zugrunde gehen, ohne auch nur den Anfang einer Entwicklung zu zeigen. — Wir haben uns also vorerst lediglich mit *Marsilia Drummondii* zu beschäftigen, wobei wir uns durchgehend auf die Untersuchung von Strasburger (1907) beziehen.

Strasburger konnte zunächst feststellen, daß bei den von ihm untersuchten amphimiktischen Marsilia-Arten die Kerne der Gametophyten je 16, die der Sporophyten je 32 Chromosomen besaßen. Dagegen führten die Kerne sowohl der Prothallien wie der Keimanlagen bei *Marsilia Drummondii* die gleiche Chromosomenzahl, und zwar betrug diese 32. Daraus ist natürlich mit größter Wahrscheinlichkeit zu schließen, daß hier der ganze Entwicklungszyklus mit der diploiden Chromosomenzahl vollführt wird. Da nun der Embryo regelmäßig aus dem unbefruchteten Ei entsteht, so liegt also typische somatische Parthenogenesis vor. Eine Befruchtung ist hier schon deswegen sicher ausgeschlossen, weil der Archegoniumhals sich gar nicht öffnet, und auch die Bauchkanalzellen nicht verschleimen. Die Entwicklung der parthenogenetischen Keime verläuft durchaus übereinstimmend mit der geschlechtlich erzeugter.

Während nun aber bei den somatisch apogamen und parthenogenetischen Polypodiaceen, soweit sie bisher untersucht sind, sich die Parthenogenesis mit Aposporie kombinierte, wird bei *Marsilia Drummondii* der andere zur Diploidchromosomigkeit der Gametophytenkerne führende Weg eingeschlagen, d. h. es unterbleibt bei der äußerlich normal verlaufenden Sporenbildung die Reduktionsteilung. Das Prothallium geht also in typischer Weise aus einer Spore hervor, diese

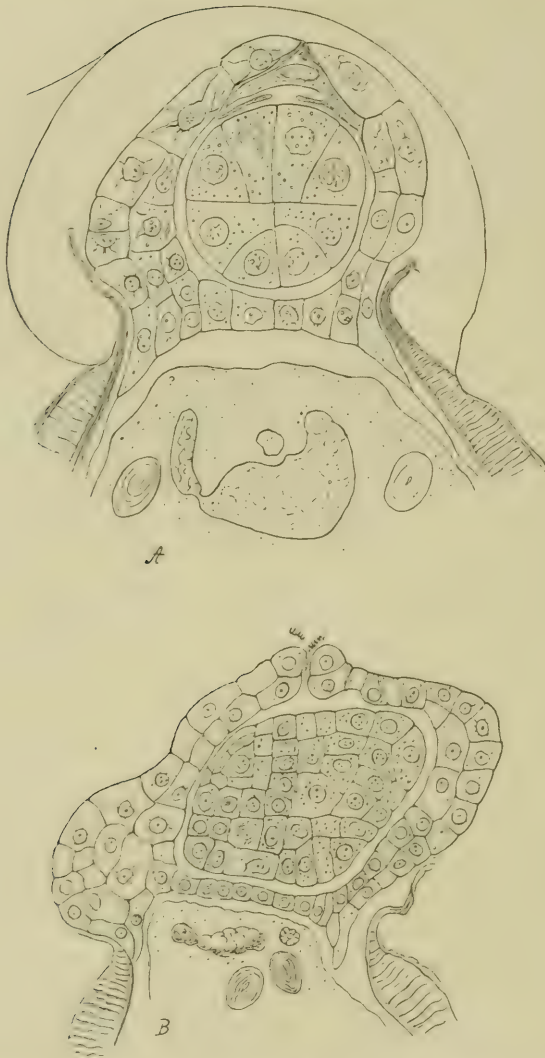


Fig. 9. A. *Marsilia Drummondii*. Parthenogenetisch entstandene Keimanlage (nach Strasburger 1907, Taf. 4, Fig. 27). — B. *Marsilia vestita*. Geschlechtlich erzeugte Keimanlage. Im und am Archegoniumhals abgestorbene Spermatozoiden. In A ist die Kanalzelle erhalten, in B der Archegoniumhals offen.
(Nach Strasburger 1907, Taf. 6, Fig. 55.)

aber ist von Haus aus mit einem diploidchromosomigen Kerne versehen; und da der so erzeugte diploide Gametophyt die bei der Sporenbildung ausgeschaltete Reduktionsteilung auch bei der Ei- und Spermatozoenbildung nicht wieder einschiebt, resultieren naturgemäß auch diploidchromosomige Kerne in den Keimzellen.

Wichtig und sich an mehrfach bei parthenogenetischen Angiospermen Festgestelltes anschließend ist die Beobachtung, daß die Kerne der Sporenmutterzellen doch noch gewissermaßen einen Ansatz zur Reduktionsteilung nehmen, denn es stellt sich regelmäßig bei ihnen eine Synapsis ein. Dann aber wird zur typischen Karyokinese zurückgegangen, indem bei der Diakinese sich die Chromosomen nicht zu bivalenten Körpern vereinigen, sondern getrennt bleiben. Das gilt sowohl von der Makrosporen- wie auch von der Mikrosporenentwicklung, bei welcher letzterer übrigens Entwicklungsstörungen recht häufig zu beobachten sind, was auch wieder an parthenogenetische Phanerogamen erinnert. Sehr bemerkenswert ist ferner noch, daß häufig bei der Mikrosporenbildung, gelegentlich aber auch bei der Makrosporenbildung normale oder mehr oder weniger unregelmäßige heterotypische Spindeln beobachtet wurden. „Es eröffnet damit sich die Möglichkeit, daß fertige Sporokarprien neben diploiden Makrosporen auch haploide führen können. Vorausgesetzt nun, es gelänge so ausgestalteten Pflanzen auch keimfähige Mikrosporen zu reifen, so wäre nicht ausgeschlossen, daß bei der Aussaat sowohl auf apogamem, als auch auf geschlechtlichem Wege Keimlinge entstünden“ (Strasburger 1907, p. 159). Das ist noch näher zu untersuchen.

Schließlich sei noch angeführt, daß in Übereinstimmung mit den neueren Ansichten über die Kernplasmarelation die Zellen und Kerne in den diploidchromosomigen Prothallien der parthenogenetischen *Marsilia Drummondii* erheblich größer sind, als die der haploidchromosomigen Gametophyten der amphimiktischen *Marsilia vestita*.

Phanerogamen. Alle bisher von Phanerogamen genauer bekannten Fälle von Parthenogenesis haben sich als somatische erwiesen. Die beiden bei apomiktischen Organismen möglichen Wege, Gametophyten mit diploidchromosomigen Kernen zu erzielen, nämlich das Unterbleiben der Reduktionsteilung bei der Sporenbildung und Aposporie, sind beide auch bei Phanerogamen realisiert. Doch scheint, soweit sich die Verhältnisse jetzt überblicken lassen, die Kombination der Parthenogenesis mit Aposporie sehr erheblich seltener benutzt zu werden als der andere Weg, wodurch die Phanerogamen in einen gewissen Gegensatz zu den Pteridophyten kommen.

Die hier anzuführenden Untersuchungen sollen in historischer Reihenfolge besprochen werden. Zuerst haben wir daher die Komposite *Antennaria alpina* (L.) R. Br. zu erwähnen, bei der Juel im Jahre 1900 den ersten unzweifelhaften Fall von Parthenogenesis bei Phanerogamen durch eingehende cytologische Untersuchung nachwies, nachdem allerdings die Vermutung, diese Art möchte parthenogenetisch sein, schon mehrfach geäußert worden war. Zuerst von Kerner (1876), der den experimentellen Nachweis erbrachte, daß die nebenbei bemerkt diöcische *Antennaria alpina* imstande ist, unter

Umständen, die eine Bestäubung sicher ausschlossen, keimfähige Samen zu reifen. Auch von floristischer Seite ist die Pflanze mehrfach als parthenogenesisverdächtig angesehen worden, wie die Bemerkung von Loew (1894, p. 111) beweist: *Antennaria alpina* ist „vermutlich parthenogenetisch, da die Pflanze an zahlreichen Stellen fruchtet und männliche Blüten nicht bekannt sind (Vahl, Lange, Warming); Hartman (Handbok i Skand. Flora p. 7) beschreibt jedoch männliche Pflanzen nach Exemplaren, die 1842 von Laestadius gefunden wurden.“ Ob einer der drei citierten Autoren direkt die Vermutung, daß Parthenogenesis vorliege, geäußert hat, habe ich nicht feststellen können. Natürlich waren alle diese Angaben nicht für Parthenogenesis beweisend, da auch Adventivembryobildung nach dem Schema der *Caelebogyne ilicifolia* vorliegen konnte. Die Entscheidung zugunsten echter Parthenogenesis erfolgte erst 1898 durch eine vorläufige Mitteilung von Juel (1898). Im gleichen Jahre berichtete Greene (1898), *Antennaria plantaginifolia* sei parthenogenetisch, was noch zu bestätigen und genauer zu untersuchen ist, und die von Nelson (1902, p. 115) gelegentlich ausgesprochene Vermutung, es möchten wie *Antennaria alpina* auch einige nordamerikanische Arten der Gattung parthenogenetisch sein, wurde neuerdings von Leavitt und Spalding (1905) für *Antennaria fallax* und *neodioica* als den Tatsachen entsprechend bestätigt. Nach denselben Autoren ist endlich auch bei *Antennaria canadensis* und *Parlinii* das Bestehen von Parthenogenesis wahrscheinlich. Nach alledem ist jedenfalls sicher, daß die Parthenogenesis innerhalb der Gattung *Antennaria* nicht nur bei der Species *alpina* zur Ausbildung gekommen ist, wenn auch vorerst diese Art die einzige genauer untersuchte geblieben ist. Andererseits ist auch sicher, daß nicht alle Arten der Gattung parthenogenetisch geworden sind; so ist z. B. die von Juel zum Vergleich genau untersuchte *Antennaria dioica* normal amphimiktisch geblieben.

Daß bei *Antennaria alpina*, deren Entwicklungsgang an der Hand der Angaben Juel's kurz geschildert werden soll, männliche Stöcke außerordentlich selten sind, wurde schon erwähnt. Juel konnte einige solche männliche Exemplare untersuchen und fand, daß ihre Staubbeutel, wenn nicht völlig steril, doch nur in sehr geringem Grade fertil sind. Wie bei *Marsilia Drummondii* und der Mehrzahl der noch zu besprechenden parthenogenetischen Phanerogamen verläuft also die Mikrosporenentwicklung nicht normal.

Was die Makrosporenbildung anbelangt, so verläuft diese bei der amphimiktischen *Antennaria dioica* durchaus nach dem normalen Phanerogamenschema, d. h. die Mutterzelle teilt sich durch eine Reduktionsteilung in vier Tochterzellen, von denen die basale, von vornherein größte unter Verdrängung der anderen zum Embryosack wird. Natürlich haben dann diese Makrospore und der in ihr ent-

stehende Gametophyt die haploide Chromosomenzahl, während der Sporophyt durch die bei der Befruchtung erfolgende Kernverschmelzung wieder die diploide erhält.

Wesentlich anders verläuft die Makrosporenbildung bei *Antennaria alpina*: hier unterbleibt nämlich die Verteilung der Embryosackmutterzelle, so daß diese direkt zur Makrospore wird. Natürlich fällt damit auch die sonst an dieser Stelle durchgeführte Reduktionsteilung aus, und da auch bei der weiteren Ausgestaltung des Makrosporenhaltendes, also bei der Ausbildung des Gametophyten, eine solche nicht eingeschaltet wird, so resultiert ein Gametophyt, dessen Zellen die diploide Chromosomenzahl besitzen. Im übrigen ist er durchaus

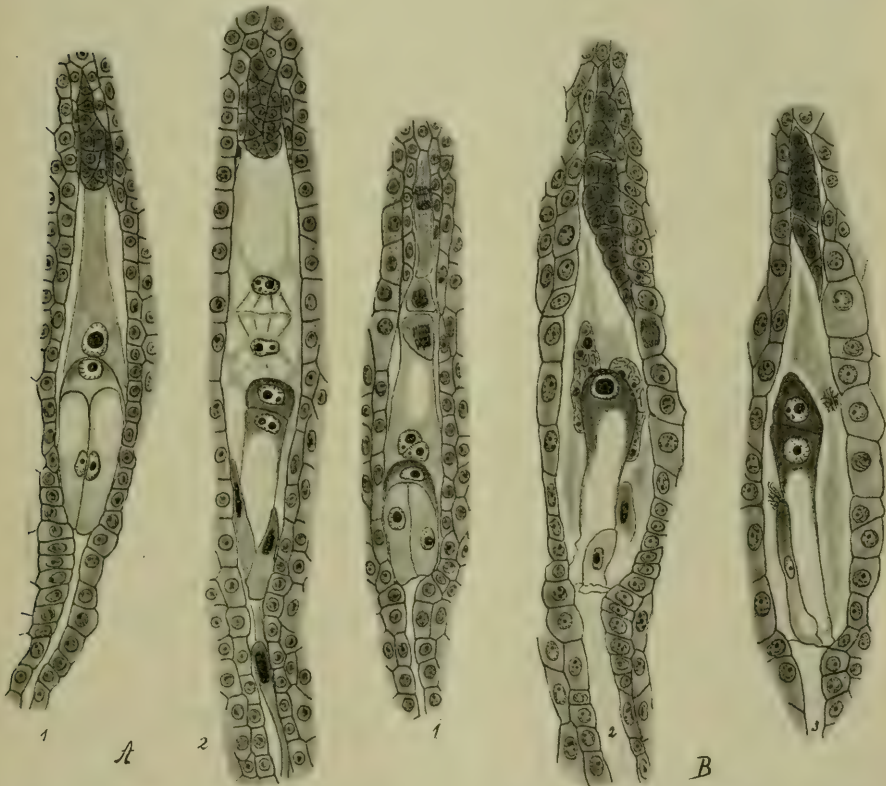


Fig. 10A. *Antennaria dioica*. Normale geschlechtliche Embryobildung. 1. Befruchtungsreifer Embryosack, unten der Eiapparat, oben die Antipodenwucherung. — 2. Embryo zweizellig. In der Mikropyle noch Reste des Pollenschlauches; neben dem Embryo die verfallenden Synergiden. (Nach Juel 1900, Fig. III, p. 18.)

Fig. 10B. *Antennaria alpina*. Parthenogenetische Embryobildung. 1. Fertig ausgebildeter Embryosack. Die beiden Synergiden liegen vor dem Ei, die beiden Polkerne nebeneinander. — 2. Die Eizelle beginnt auszuwachsen, die Polkerne bereiten sich zur Teilung vor. In der Mikropyle keine Spur eines Pollenschlauches. — 3. Embryo zweizellig, Polkerne in Teilung. (Nach Juel 1900, Fig. V, p. 23.)

normal gestaltet, abgesehen davon, daß die beiden Polkerne nicht wie bei *Antennaria dioica* miteinander zu einem Zentralkern verschmelzen. Eine Bestäubung und Befruchtung findet nie statt, und das Ei entwickelt sich in der aus der Figur (10B) unmittelbar ersichtlichen Weise zum Embryo.

Es liegt also typische Parthenogenesis vor. Ob es sich dabei um somatische oder um generative Parthenogenesis handelt, ob also die Chromosomenzahl, die während des ganzen Entwicklungsganges beibehalten wird, die diploide oder die haploide ist, läßt sich in diesem Falle allerdings mit voller Gewißheit nicht entscheiden, da nicht feststeht, ob bei der Mikrosporenentwicklung eine Reduktion erfolgt. Ist das der Fall, dann wäre es natürlich sicher somatische Parthenogenesis; verläuft aber auch die Pollenbildung ohne Reduktionsteilung, so kann ebensogut generative Parthenogenesis vorliegen. Der Vergleich mit *Antennaria dioica* ist hier auch nicht entscheidend. Bei dieser amphimiktischen Art beträgt die reducierte Chromosomenzahl 12, 13 oder 14, die diploide 24, 25 oder 26, während die bei *Antennaria alpina* beibehaltene Chromosomenzahl etwa 45 bis 50 beträgt. Würde sie 25 betragen, dann könnte man wohl annehmen, daß beide Arten ursprünglich gleiche Zahlen gehabt hätten, und daß also die diploide bei der parthenogenetischen Species allein übrig geblieben sei. Da aber die Chromosomenzahlen beider Arten von Anfang an verschieden gewesen sein müssen, so läßt sich aus einem Vergleich beider kein sicherer Rückschluß darauf ziehen, ob 45 bis 50 bei *Antennaria alpina* die diploide oder aber die haploide Chromosomenzahl ist. Denn ebensogut wie sie bei *alpina* doppelt so hoch als bei *dioica* sein konnte, konnte sie natürlich auch viermal so hoch sein. Immerhin darf es wohl aus Gründen der Analogie als wahrscheinlich angesehen werden, daß die bei *Antennaria alpina* allein noch vorhandene Chromosomenzahl von 45 bis 50 die diploide ist, so daß also in der Tat somatische Parthenogenesis vorliegt. Möglich, daß spätere Untersuchungen über die Mikrosporenentwicklung das noch entscheiden können. Sollte übrigens der Kern der Embryosackmutterzelle auch bei *Antennaria alpina* gewisse Vorstadien der Reduktionsteilung durchmachen, wie das einige Beobachtungen von Juel (1901, p. 20) vermuten lassen, und wie es z. B. bei den parthenogenetischen Alchimillen der Fall ist, so würde auch das darauf hinweisen, daß die diploide Chromosomenzahl vorhanden ist. Denn jene Prophasen wird man natürlich sehr viel eher bei einem diploid- als bei einem haploidchromosomigen Kern erwarten.

Die Entdeckung von Juel, daß *Antennaria alpina* parthenogenetisch ist, blieb nicht lange vereinzelt. Schon 1901 veröffentlichte Murbeck Untersuchungen, aus denen hervorging, daß innerhalb der großen Rosaceen-Gattung *Alchimilla* parthenogenetische Samenbildung

weit verbreitet ist. Er hatte erst durch Kulturversuche (Murbeck 1897) festgestellt, daß in den Samen zahlreicher nord- und mitteleuropäischer Alchimillen der Embryo zur vollen Ausbildung gelangt, ohne daß eine Befruchtung stattfindet. Das konnte auf Parthenogenesis, aber auch auf Adventivembryobildung beruhen. Die ausführliche entwicklungsgeschichtliche Untersuchung (Murbeck 1901) ergab, daß der Embryo aus der Eizelle entsteht. Später hat Strasburger (1904) an sehr umfangreichem Material die Angaben von Murbeck nachuntersucht, sie in allem Wesentlichen bestätigt und nach verschiedenen Richtungen hin erweitert. Wir wollen im folgenden das Verhalten der parthenogenetischen Arten der Gattung kurz nach den Arbeiten der beiden Forscher schildern. (Die kleine Arbeit von Hegelmaier 1906 über die Alchimillen des schwäbischen Jura enthält nichts wesentlich Neues für unsere Frage.)

Die Parthenogenesis scheint innerhalb der sehr artenreichen Gattung *Alchimilla* auf die Sektion *Eualchimilla* beschränkt, in dieser aber so häufig zu sein, daß nur ganz wenige Arten von *Eualchimillen* sexuell geblieben sind; bemerkenswert ist, daß das ausschließlich hochalpine Arten sind (z. B. *Alchimilla pentaphylla*, *A. gelida*, *A. glacialis*, *A. grossidens* u. a.). Die anderen, parthenogenetischen *Eualchimillen* verhalten sich in allen wesentlichen Punkten gleich.

Das Archespor ist bei *Alchimilla* wie bei allen Rosaceen vielzellig, es wird aber normalerweise nur eine gewöhnlich central gelegene Archesporzelle zur Makrosporenmutterzelle. Als solche wird sie frühzeitig durch ihre Größe kenntlich, sowie, was besonders zu beachten ist und an das erinnert, was Strasburger bei der parthenogenetischen *Marsilia Drummondii* fand, dadurch, daß ihr Kern in die Synapsis eintritt und auffallend lange in diesem Zustande verharrt. Er unternimmt also gewissermaßen noch den Versuch, die heterotypische Teilung durchzuführen, durchläuft aber nur deren Prophasen und geht dann, anstatt die Reduktionsteilung fortzusetzen, in den typischen Teilungsvorgang über. Die beiden so entstandenen Tochterzellen können sich noch ein- oder mehrmal weiterteilen, und von den resultierenden Makrosporen gelangt eine zur Keimung, wird also zum Embryosack und liefert einen durchaus normal gestalteten Gametophyten mit typischem Eiapparat. Aus dem Ei entwickelt sich der Embryo, ohne daß Bestäubung und Befruchtung erfolgte. Wie bei *Antennaria* verschmelzen die beiden Polkerne gewöhnlich nicht miteinander.

Bei den sexuell gebliebenen *Eualchimillen* verläuft die Entwicklung genau so mit dem Unterschiede, daß bei der Makrosporenbildung die übliche Chromosomenreduktion beibehalten ist, und daß der Embryo erst nach erfolgter Befruchtung aus dem Ei entsteht. Ebenso verhalten sich natürlich auch die Alchimillen aus der Untergattung

Aphanes, so *A. arvensis*. Alle sexuell gebliebene Alchimillen sind übrigens chalazogam.

Da also bei der Makrosporenbildung der parthenogenetischen Eualchimillen die Reduktionsteilung unterbleibt, so haben Sporophyt und Gametophyt die gleiche Chromosomenzahl. Diese beträgt 64, und das ist zweifellos die diploide Chromosomenzahl. Denn bei allen Eualchimillen ist die Chromosomenzahl die gleiche, und da sich unter ihnen noch einige amphimiktische Vertreter finden, bei denen die Reduktion bei der Sporenbildung noch stattfindet, so ließ sich feststellen, daß die reduzierte Chromosomenzahl 32, die diploide 64 beträgt. Also haben wir es hier sicher mit somatischer Parthenogenesis zu tun.

Auffällig ist, daß, wie Strasburger (1904, p. 108) konstatierte, „bei den meisten Arten der Eualchimillen gegen ein Drittel der Präparate verbildete oder verkümmerte Samenanlagen führt“. Sehr viel stärker aber sind die Störungen bei der Mikrosporenbildung. Nur bei den sexuell gebliebenen Arten geht sie ganz ungestört vor sich, bei den parthenogenetischen aber zeigen sich die verschiedensten Grade der Pollenverbildung: bei manchen Arten gehen schon die Pollenmutterzellen vor der ersten Teilung zugrunde, bei anderen gehen sie nur eine Teilung ein und es desorganisieren sich die Teilprodukte, bei manchen endlich wird zwar die Tetradenteilung durchgeführt, liefert aber verkümmerte und sich nicht normal ausgestaltende Pollenkörner. Es sind da übrigens auch bei Stöcken derselben Art Verschiedenheiten zu beobachten. —

Die nächste Gattung, innerhalb deren Arten mit parthenogenetischer Keimbildung gefunden wurden, ist die Ranunculaceen-Gattung *Thalictrum*. Schon 1896 hatte Day (1896) beobachtet, daß rein weibliche Exemplare von *Thalictrum Fendleri* auch bei Abwesenheit männlicher Stöcke derselben oder irgendeiner anderen *Thalictrum*-Art reichlich Samen ansetzten, die sich als keimfähig erwiesen und eine aus männlichen und weiblichen Individuen gemischte Nachkommenschaft ergaben. Day hatte daraus auf Parthenogenesis geschlossen, was freilich, da ja auch Nucellarembryonie vorliegen konnte, noch auf cytologischem Wege zu erweisen wäre. Eine solche cytologische Untersuchung über *Thalictrum Fendleri* steht noch aus; es muß aber doch als wahrscheinlich gelten, daß die Art tatsächlich parthenogenetisch ist (auch trotz der Bemerkung von Loew in Knuth's Handbuch, Bd. 3, Abt. 1, p. 301, Day's Versuchsergebnisse seien, wenn *Thalictrum Fendleri* polygame Geschlechtsverteilung besitze, noch kein Beweis für Parthenogenesis), da Overton (1902 und 1904), durch die Mitteilung von Day veranlaßt, die Fortpflanzungsverhältnisse von *Thalictrum purpurascens* L. untersuchte, mit dem Ergebnis, daß diese Art sicher wenigstens partiell parthenogenetisch ist. Das ergab

die cytologische Untersuchung von weiblichen Blüten der streng diöcischen Pflanze, die im Gewächshaus unter Umständen, die eine Bestäubung mit Sicherheit ausschlossen, keimfähige Samen erbracht hatten, und bei denen der Embryo aus der Eizelle hervorging. Merkwürdigerweise ging aber nun aus der gleichzeitigen Untersuchung von weiblichen Blüten, die im Freien am natürlichen Standorte gesammelt worden waren, hervor, daß hier neben parthenogenetischer Samenbildung auch echte Befruchtung erfolgen kann, so daß bei dieser Art die Bestäubung als möglich, aber nicht als unbedingt erforderlich, die Parthenogenesis also als scheinbar fakultativ gelten mußte. Die Untersuchung des Jahres 1904 hellte das näher auf; der ausführliche Bericht darüber steht noch aus, so daß wir uns an die vorläufige Mitteilung (Overton 1904) zu halten haben.

Die Mikrosporenentwicklung verläuft bei *Thalictrum purpurascens* zum Unterschiede von den parthenogenetischen Antennaria- und Alchimilla-Arten durchaus normal und liefert keimfähigen Pollen. Dabei findet in der üblichen Weise eine Reduktionsteilung statt, durch die die diploide Chromosomenzahl 24 auf die haploide 12 gebracht wird. Das gleiche kann auch bei der Makrosporenbildung eintreten. Das Archespor ist hier einzellig und liegt hypodermal. Die Archesporzelle teilt sich in eine Deck- und in eine Embryosackmutterzelle, welche letztere sich durch eine Tetradenteilung in vier übereinander angeordnete Makrosporen teilt, von denen die innerste zur Keimung gelangt. Dabei findet während der Tetradenteilung die Chromosomenreduktion von 24 auf 12 statt, so daß die Makrosporen und der aus der einen von ihnen entstehende Gametophyt wie üblich die haploide Chromosomenzahl in ihren Kernen führen.

Daneben aber finden sich Ovula, in denen die Entwicklung des Embryosackes sonst genau ebenso verläuft, wie es eben beschrieben wurde, nur findet während der Tetradenteilung keine Chromosomenreduktion statt, so daß also bei der Keimung der Makrospore ein Gametophyt mit diploidchromosomigen Kernen entsteht. Die Blüten, in denen das der Fall ist, schließen sich also in ihrem Verhalten durchaus den parthenogenetischen Eualchimillen an, Sporophyt wie Gametophyt haben beide die diploide Chromosomenzahl, in diesem Falle also 24.

Es liegt nun auf Grund dieser Feststellungen natürlich nahe, anzunehmen, daß diejenigen Eier, die zu einem haploidchromosomigen Gametophyten gehören, nur nach Befruchtung Embryonen liefern, während die Eier mit diploidchromosomigem Kern parthenogenetisch sind. Exakt beweisen läßt sich das auf direktem Wege nicht, da man ja, um die Chromosomenzahl feststellen zu können, die Blüte opfern muß. Da aber sämtliche von Overton untersuchten Embryonen 24 Chromosomen in ihren Kernen führen, die reducierten Eier aber,

falls auch sie parthenogenetisch wären, Embryonen mit je 12 Chromosomen im Kern liefern müßten, während die unreduzierten Eier, falls sie befruchtet würden, Embryonen mit 36-chromosomigen Kernen ergeben würden, so erscheint die eben gezogene Schlußfolgerung unvermeidlich. Übrigens bemerkt Overton (1904, p. 278): „Ich konnte an bestäubten weiblichen Pflanzen oft Pollenschläuche in der Mikropyle der Samenanlage und sogar im Kontakt mit dem Ei beobachten, auch Fälle der Verschmelzung des zweiten Spermakerns mit dem Endospermkern. Andererseits fehlen mir Präparate mit der Verschmelzung von Spermakern und Eikern. Aus diesem Grunde darf ich auch nicht positiv behaupten, daß zur normalen Keimentwicklung stets Befruchtung notwendig ist, wenn auch alle sonstigen Tatsachen und die Beobachtungen an Pflanzen im Freien keinen Zweifel darüber lassen, daß Befruchtung stattfinden kann, wenn das Ei die reduzierte Zahl der Chromosomen führt.“

Wir haben also hier die sehr bemerkenswerte Tatsache, daß bei ein und derselben Species amphimiktische und somatisch parthenogenetische Blüten nebeneinander vorkommen. Und zwar müssen wir annehmen, daß die Zahl beider gleich groß ist, denn Overton (1902, p. 373) sagt ausdrücklich, daß vor Bestäubung geschützte Pflanzen „showed quite as many seeds per plant as those which had been fertilized and grew in the field“. Es wäre sehr wichtig, daß dieser Umstand genauer untersucht würde, denn wenn bestäubte und vor Bestäubung geschützte Pflanzen gleichviel Samen producieren, so kann das entweder darauf beruhen, daß sich unter allen Umständen nur die parthenogenetischen Samen ausbilden, wonach also überhaupt keine Befruchtung mehr stattfindet, oder aber darauf, daß die Zahl der amphimiktischen Blüten genau gleich der der parthenogenetischen wäre: bei Isolierung würden letztere allein sich entwickeln, bei erfolgreicher Bestäubung dagegen brächten nur die ersteren Samen, und es wäre dann die Hilfsannahme nötig, daß nur dann Parthenogenesis benutzt würde, wenn keine durch Befruchtung entstandenen Keime sich entwickelten. Es müßte mit anderen Worten von den amphimiktisch erzeugten Keimen eine hemmende Einwirkung auf die an sich zu spontaner Entwicklung befähigten Eier ausgeübt werden. Das wäre eine prinzipiell wichtige Tatsache, die *Thalictrum purpurascens* zu einem geeigneten Objekt für die experimentelle Behandlung mancher für das Verständnis der Parthenogenesis bedeutsamen Frage machen würde; weitere Beobachtungen sind hier dringend erforderlich.

Von Einzelheiten sei noch angeführt, daß auch bei *Thalictrum purpurascens* der Kern der Embryosackmutterzelle selbst in den Fällen, wo er keine Reduktionsteilung durchmacht, wenigstens deren Prophasen aufzuweisen scheint, sowie daß hier die Polkerne immer ver-

schmelzen. In den parthenogenetischen Blüten setzt die Endosperm-bildung regelmäßig vor der ersten Teilung des Eies ein.

Es mögen noch mehr *Thalictrum*-Arten parthenogenetisch sein; daß es nicht alle sind, geht daraus hervor, daß Day und Overton bei *Thalictrum dioicum* die Notwendigkeit der Bestäubung ausdrücklich konstatiert haben. —

Die bisher allgemein für obligatorisch amphimiktisch gehaltene Kompositen-Gattung *Taraxacum* ist die nächste, die sich in einer ganzen Reihe von Arten als parthenogenetisch erwies. Hier hatten zuerst Andersson und Hesselman (1900, p. 15), freilich aus durchaus unzureichenden Gründen, die Vermutung ausgesprochen, eine auf Spitzbergen einheimische *Taraxacum*-Species möge parthenogenetisch sein. Das Verdienst, nachgewiesen zu haben, daß nicht weniger als zwölf Arten von *Taraxacum* imstande sind, bei sicherem Ausschluß der Bestäubung keimfähige Samen zu reifen, gebührt Raunkiaer (1903), der Fruchtbildung an isolierten rein weiblichen *Taraxacum*-Pflanzen (*T. Ostenfeldii*, *T. paludosum*) sowie an hermaphroditischen beobachtete, bei denen die Bestäubung dadurch unmöglich gemacht worden war, daß bei ihnen an jungen Blütenköpfchen zu einer Zeit, als die Blüten noch sämtlich geschlossen waren, alle Narben und Staubbeutelröhren durch einen kurz oberhalb der Fruchtknoten geführten Schnitt entfernt wurden. Die Blüten vertrugen diese radikale Operation und reiften ihre Fruchtknoten zu Achänen, die sich von normalen nur durch den Pappusstumpf unterschieden. Befruchtung scheint wenigstens bei den zwölf von Raunkiaer untersuchten Arten gar nicht mehr vorzukommen, und Raunkiaer vermutet, daß alle Arten der Gattung habituell parthenogenetisch sind, was indessen noch der näheren Bestätigung bedarf, zumal Handel-Mazetti (1907) in seiner Monographie der Gattung *Taraxacum* Bastarde beschreibt.

Damit war freilich erst festgestellt, daß viele *Taraxacum*-Arten nicht der Bestäubung bedürfen, um zu fruchten; ob das auf Parthenogenesis oder auf Adventivembryonie beruhte, blieb zunächst noch unentschieden. Daß ersteres der Fall war, die Embryonen also aus der unbefruchteten Eizelle hervorgehen, wurde bei *Taraxacum officinale* von Kirchner (1904, p. 87) an kastrierten Blüten festgestellt und von Murbeck (1904, p. 287 ff.) etwas ausführlicher auch für *Taraxacum vulgare* (Lam.) Raunk. und *Taraxacum speciosum* Raunk., zwei im botanischen Garten in Lund wildwachsende Arten konstatiert. Während aber Kirchner und Murbeck nur die fertig entwickelten Embryosäcke untersucht haben, verfolgte Juel (1904 und 1905) die Entwicklung der Samenanlage unter Berücksichtigung der Kernverhältnisse, so daß sich die Parthenogenesis von *Taraxacum* wenigstens einigermaßen auch in den Einzelheiten

überblicken läßt, wenn auch weitere Untersuchungen noch erwünscht sind.

Die Makrosporenentwicklung verläuft bei *Taraxacum officinale* so, daß die Embryosackmutterzelle sich nur einmal teilt; von den so entstandenen Tochterzellen wird die basale direkt zur Makrospore, innerhalb deren bei ihrer Keimung ein normal ausgebildeter Gametophyt sich ausbildet. Aus dem Ei geht der Embryo hervor. Wie durch Juel erwiesen ist, findet während dieser Vorgänge keine Reduktionsteilung statt, so daß die Kerne der Makrospore und der Gametophytenzellen die unreduzierte Chromosomenzahl, nämlich 26 erhalten. Daß das die diploide Chromosomenzahl ist, die Parthenogenese also als somatische zu bezeichnen ist, erhellt daraus, daß die Kerne der Mikrosporen, bei deren Entwicklung die Reduktionsteilung nicht ausgeschaltet ist, je 13 Chromosomen haben. Es ist aber auch hier wieder zu beobachten, daß der Kern der Embryosackmutterzelle die Prophasen der heterotypischen Teilung sogar bis zur Diakinese durchmacht, um erst dann in die homöotypische zurückzugehen.

Näher zu untersuchen sind bei *Taraxacum* auch noch die Reduktionserscheinungen bei der Mikrosporenbildung. Bei *Taraxacum officinale* scheint sie normal zu verlaufen, bei anderen Arten, so bei *T. decipiens*, *Ostenfeldii*, *paludosum*, *speciosum* und anderen, enthalten aber die fertigen Staubbeutel überhaupt keinen Pollen mehr. —

Durch den Erfolg seiner Versuche bei *Taraxacum* angeregt, dehnte sie Raunkiaer in Verbindung mit Ostenfeld (Raunkiaer and Ostenfeld 1903) auf zahlreiche andere Kompositengattungen aus, mit positivem Erfolge aber nur bei der außerordentlich artenreichen Gattung *Hieracium*. Bei 20 verschiedenen, mehreren Gruppen der Untergattungen *Pilosella* und *Archieracium* angehörenden Arten dieser Gattung erfolgte reichliche Fruchtbildung auch in Blütenköpfchen, die nach der für *Taraxacum* beschriebenen Methode kastriert worden waren. Die embryologische Untersuchung wurde wiederum von Kirchner (1904, p. 87) bei *Hieracium aurantiacum* und von Murbek (1904, p. 291 ff.) bei *Hieracium grandident*, *serratifrons* und *colophyllum* vorgenommen, mit dem Ergebnis, daß in allen Fällen der Embryo aus den Eizellen hervorging. Ostenfeld (1904a) stellte noch ausdrücklich fest, daß die von kastrierten Blüten gebildeten Samen keimfähig waren. Overton hat nach Strasburger (1904, p. 117) die Angaben von Ostenfeld und Raunkiaer im Bonner botanischen Garten mit dem gleichen Ergebnisse nachgeprüft.

Die Mitteilung, daß wahrscheinlich alle *Pilosellen* und *Archieracien* parthenogenetisch seien, mußte deswegen ganz besonderes Interesse erregen, weil *Hieracien*-Bastarde auch aus diesen beiden Untergattungen bekannt waren (vgl. Zahn 1904, Correns 1905, p. 348 ff.). Da viele dieser Bastarde experimentell von einem so zuverlässigen

Forscher wie Mendel hergestellt worden waren, war an ihrem tatsächlichen Bestehen nicht zu zweifeln; überdies stellte Ostenfeld (1904b) selbst einen Bastard zwischen *Hieracium pilosella* und *aurantiacum* her, denen er später (Ostenfeld 1906) noch mehrere andere anreihete, deren Eltern ebenfalls Arten waren, von denen es feststand, daß sie nach Kastration keimfähige Samen ansetzen können. Übrigens stellte es sich heraus, daß nicht alle Arten der beiden Untergattungen parthenogenetisch sind, sondern nur die Mehrzahl; so sind z. B. im Subgenus *Pilosella* *Hieracium auricula*, im Subgenus *Archieracium* *Hieracium umbellatum* amphimiktisch geblieben.

Die Tatsache, daß für ein und dieselbe Species die Befähigung zur Parthenogenesis und zur Amphimixis festgestellt worden war, bot nach dem, was Overton bei *Thalictrum purpurascens* gefunden hatte, der Erklärung keine prinzipiellen Schwierigkeiten. Correns (1905, p. 250) deutete auch diese Erklärungsmöglichkeit an und führt zu ihren gunsten eine Beobachtung von Mendel an, „nach der ein Hieracienköpfchen, das durch Parthenogenesis a keimfähige Früchtchen hervorbringt, nach möglichst frühzeitiger Belegung aller Narben mit fremden Pollen a+b keimfähige Früchtchen bringt, von denen a die Mutterpflanze, b den Bastard geben“. Wie die Dinge tatsächlich liegen, darüber brachten zwei wichtige Arbeiten von Rosenberg (1906 und 1907) Aufklärung. Nach ihnen wollen wir einen kurzen Überblick über die Fortpflanzungsverhältnisse der nicht mehr normal amphimiktischen Hieracien geben, wobei freilich bemerkt werden muß, daß unsere Kenntnisse darüber noch sehr lückenhaft und weitere Arbeiten über die sehr interessante Gattung dringend erwünscht sind.

Der Übersichtlichkeit wegen bringen wir die Hieracien hinsichtlich ihrer Fortpflanzungsverhältnisse in drei Gruppen, von denen die erste alle Arten umfaßt, bei denen die normale Amphimixis in der typischen Form beibehalten worden ist. Hierher scheinen alle nicht zu den Sektionen *Pilosella* und *Archieracium* gehörigen Arten zu rechnen; ausdrücklich durch Kastrationsversuche festgestellt ist es allerdings bisher erst durch Ostenfeld (1906) für *Hieracium venosum* und *H. Gronowii*, die der Untergattung *Stenotheca* angehören. Aber auch *Hieracium umbellatum* aus dem Subgenus *Archieracium* und *H. auricula* aus dem Subgenus *Pilosella* sind, wie schon erwähnt, obligatorisch amphimiktisch. Alle diese zur ersten Gruppe gehörenden Species interessieren uns an dieser Stelle nicht, da sie sich in ihrem Verhalten in keinerlei Weise von anderen normal sexuellen Phanerogamen principiell unterscheiden.

Zur zweiten Gruppe zählen wir alle die Hieracien, die rein somatisch parthenogenetisch nach dem Schema der Eualchimillen sind, bei denen also die Diploidchromosomigkeit des Gametophyten einfach durch Ausschaltung der Reduktionsteilung erreicht wird, und

zur dritten Gruppe diejenigen, bei denen sich die somatische Parthenogenesis mit Aposporie kombiniert. Dabei müssen wir aber gleich bemerken, daß die Grenzen zwischen diesen drei Gruppen keineswegs sehr scharfe sind, da es Arten gibt, die gleichzeitig zu allen drei Gruppen oder zu zweien von ihnen gehören können.

Von den nicht apomiktischen Hieracien sei nur erwähnt, daß nach Rosenberg (1907, p. 148 u. 150) bei *Hieracium auricula* die haploide Chromosomenzahl 9, die diploide 18 beträgt. Für *H. venosum* sind die entsprechenden Zahlen 7 und 14, für *H. umbellatum* nach Juel (1905) 9 und 18.

Von den apomiktischen Hieracien sind bisher nur *Hieracium aurantiacum*, *excellens* und *flagellare* näher untersucht worden. Sofern sich die an diesen drei Arten gewonnenen Ergebnisse verallgemeinern lassen, scheinen sie zu dem Schlusse zu führen, daß bei der Gattung *Hieracium* besonders häufig die Kombination der somatischen Parthenogenesis mit der Aposporie auftritt, und daß Arten, die rein unserer zweiten Gruppe angehören, verhältnismäßig selten sind.

Die Mikrosporenentwicklung verläuft bei *Hieracium flagellare* normal und liefert Pollen, deren Kerne die reduzierte Chromosomenzahl 21 besitzen. Bei *Hieracium excellens* findet sich in den fertigen Antheren kein Pollen mehr, da er, wie die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung lehrt, schon vor oder während der Reduktionsteilung desorganisiert wird. Die haploide Chromosomenzahl scheint etwa 17 zu betragen.

Die Makrosporenentwicklung sei zunächst für *Hieracium flagellare* geschildert. Das Archespor ist wie bei allen anderen Hieracien einzellig, und der ganze Nucellus besteht nur aus dieser einen Archesporzelle und einer sie umhüllenden Epidermis-Zelllage. Die Archesporzelle stellt zugleich die Embryosackmutterzelle dar, die durch eine Tetradenteilung vier Makrosporen liefert, von denen die innerste zur Keimung gelangt, also zum Embryosack wird. Da mit der Tetradenteilung eine Reduktion der Chromosomenzahl von 42 auf 21 verbunden ist, so entsteht ein normaler Gametophyt mit haploidchromosomigen Kernen, und die ganze Entwicklung verläuft also durchaus typisch.

Aber das ist nun bei *Hieracium flagellare* sehr selten zu beobachten. Es kommt zwar vor, daß die Makrosporenentwicklung in der eben geschilderten Weise verläuft, aber in den allermeisten Fällen kommt der normale Entwicklungsprozeß nach oder oft auch schon vor der Tetradenteilung zum Stillstand, und an Stelle der Makrospore liefert eine somatische Zelle des Sporophyten den Embryosack. Das kann eine Epidermiszelle des Nucellus, aber auch eine Zelle aus der Chalazaregion oder vom Integumente sein. Fig. 11 erläutert diesen merkwürdigen Vorgang. Bei A ist die Makrosporentetrade deutlich

noch erkennbar, neben ihr aber liegt eine größere Zelle, deren embryonale Natur unverkennbar ist. Sie hat sich bei B weiter vergrößert, während die Degeneration der Tetrade fortgeschritten ist, und bei C ist sie zum Embryosack im Stadium der Zweikernigkeit geworden und bereits sehr viel größer als der Nucellus mit den Makrosporenresten, der rechts oben in der Figur noch kenntlich ist. Von da geht die Entwicklung des Ersatzembryosackes durchaus normal weiter, die Antipoden, Synergiden und die Eizelle werden ausgebildet, und zwei Polkerne wandern zueinander hin und legen sich aneinander, um später zu verschmelzen. Die Eizelle des so entstandenen Embryosack teilt sich dann und bildet den Embryo, ohne befruchtet worden zu sein.

Zweifellos hat Rosenberg (1906, p. 159) Recht, wenn er diesen Vorgang als Aposporie auffaßt. Denn der Gametophyt entsteht ja nicht aus der Spore, sondern aus einer vegetativen Zelle des Sporophyten. Und da diese die unreduzierte Chromosomenzahl, in diesem Falle 42, besitzt, und bei ihrer Entwicklung zum Gametophyten auch keine Reduktionsteilung eingeschaltet wird, so sind auch die Kerne des Gametophyten, also auch der Eizellkern mit der diploiden Chromosomenzahl ausgerüstet, während die Endospermkerne je 82 Chromosomen führen müssen. Es liegt also somatische Parthenogenese in Kombination mit Aposporie vor.

Wie wir sahen, kann bei *Hieracium flagellare* die Embryosackentwicklung auch ganz normal verlaufen und zur Entstehung von Gametophyten mit haploidchromosomigen Kernen führen. Es kommen hier also nebeneinander amphimiktische und apomiktische Blüten vor, und zwar nicht nur an demselben Individuum, sondern sogar in ein

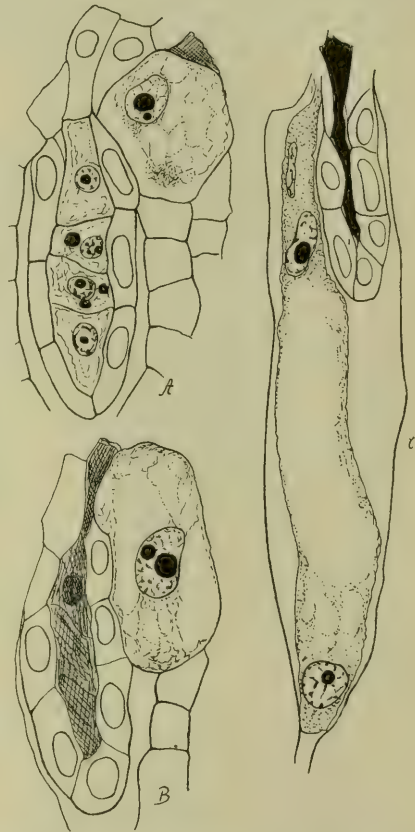


Fig. 11. *Hieracium flagellare*. Erklärung im Text. (Nach Rosenberg 1907, Fig. VII, p. 158.)

und demselben Blütenköpfchen. Doch sind bei *H. flagellare* die apospor entstandenen Embryosäcke weit häufiger als die normalen.

Gelegentlich kommt es übrigens auch vor, daß sich beide Embryosäcke nebeneinander entwickeln, so daß schließlich in demselben Ovulum ein typischer und ein aposporer Embryosack nebeneinander vorhanden sind. Wird das Ei des ersteren infolge der Bestäubung mit einer anderen Hieraciumart befruchtet — eigenen reifen Pollen entwickelt die Art ja nicht —, so können auch zwei Embryonen ausgebildet werden. Einige solche Fälle gibt Fig. 12 wieder. Bei A sind zwei

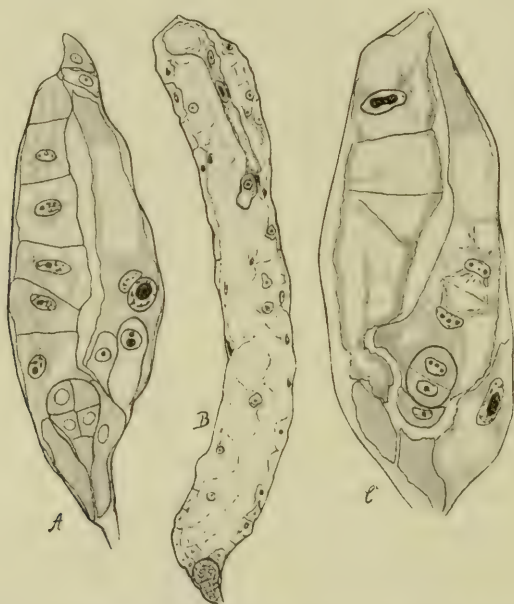


Fig. 12. *Hieracium flagellare*. Erklärung im Text. (Nach Rosenberg 1907, Fig. XI, p. 161.)

Embryosäcke vorhanden, von denen der linke bereits Endosperm und einen Embryo besitzt, während der rechte, wahrscheinlich der typische, sich nicht weiter entwickelt hat, vermutlich weil die Befruchtung ausblieb. B stellt ein offensichtlich älteres Stadium dar, in dem der typische noch das Ei und die Polkerne zeigende Embryosack völlig vom Endosperm des aposporen umschlossen ist. Bei C endlich sind zwei Embryosäcke zu sehen, beide mit Embryo und Endosperm. Hinsichtlich weiterer solcher Einzelheiten muß auf Rosenberg's Originalarbeit verwiesen werden.

Hieracium excellens verhält sich insofern ganz ähnlich, als auch bei ihm normale und apospore Embryosackentwicklung in der für *Hieracium flagellare* geschilderten Weise eintreten kann. Aber die

Zahl der normalen Embryosäcke ist hier verhältnismäßig erheblich größer als bei der letzteren Art, und so erklärt es sich, daß Ostensfeld bei Bestäubung von *Hieracium excellens* mit Pollen von *H. aurantiacum* Hybride erhalten konnte. Offenbar sind es die Eier der typischen Gametophyten, die bei diesen Bastardierungsversuchen den Embryo liefern, wenn es freilich a priori auch nicht als ausgeschlossen gelten kann, daß auch in den apospor entstandenen Gametophyten die diploiden Eizellen befruchtungsfähig sind. Vielleicht läßt sich das gerade innerhalb der Gattung *Hieracium* entscheiden.

Außer der normalen und der aposporen Entstehungsweise des Embryosackes findet sich nun bei *Hieracium excellens* wenn auch selten noch eine dritte: wie bei *Taraxacum* nämlich teilt sich die Embryosackmutterzelle nur einmal und mit der unreduzierten Chromosomenzahl. Auch so entsteht also ein Gametophyt, dessen Kerne mit der diploiden Chromosomenzahl ausgerüstet sind; es kommt das aber nicht durch Aposporie, sondern durch Ausbleiben der Reduktionsteilung zustande.

Hieracium aurantiacum bildet nach Rosenberg (1907, p. 158) fast ausschließlich apospore Embryosäcke, die gewöhnlich aus einer Epidermiszelle des Nucellus hervorgehen. Vielleicht indessen findet sich hier auch noch eine wesentlich andere Art der Embryosackbildung, die darin besteht, daß nach dem zweiten Teilungsschritte die Wandbildung zwischen den beiden hinteren Kernen der Tetrade ausbleibt, worauf diese beiden mit der haploiden Chromosomenzahl ausgestatteten Kerne miteinander verschmelzen. Aus dieser Zelle entwickelt sich dann der Embryosack. Die Beobachtungen, auf die sich Rosenberg hierbei stützt, sind allerdings noch sehr lückenhaft und bedürfen der Bestätigung. Sollten sie diese finden, so läge ein Vorgang vor, der in mancher Hinsicht an pseudo- und parthenomiktische Prozesse erinnerte. —

Die letzte Phanerogame endlich, bei der mit Sicherheit Parthenogenesis konstatiert worden ist, ist die Thymelaeacee *Wikstroemia indica* (L.) C. A. Mey. (Winkler 1904 und 1905). Das ist ein im indisch-malayischen Gebiete weit verbreiteter Strauch, der das ganze Jahr hindurch blüht und reichlich fruchtet, obwohl normaler Pollen sehr selten ist. Daß die Fruchtbildung hier ohne Mitwirkung des männlichen Elementes erfolgen kann, wurde durch zahlreiche Kastrationsversuche festgestellt; wahrscheinlich findet eine Befruchtung überhaupt nie mehr statt. Die cytologische Untersuchung ergab, daß der Embryo aus der Eizelle hervorgeht, es handelt sich also um echte Parthenogenesis.

Wie schon erwähnt wurde, verläuft die Mikrosporenentwicklung nur sehr selten normal, wobei eine Reduktion der diploiden Chromosomenzahl 52 auf die haploide 26 stattfindet. Meistens treten schon

vor oder während der Tetradenteilung Entwicklungsstörungen auf, die zur Desorganisation der Mikrosporen führen. Bei der Entwicklung der Makrospore ist bemerkenswert, daß die Makrosporenmutterzelle direkt, ohne eine Tetradenteilung einzugehen, zur Makrospore wird. Da mit der Tetradenteilung auch die Reduktionsteilung unterdrückt wird, sind die Kerne der Makrospore und des Gametophyten, den diese bei ihrer Keimung in durchaus typische Ausbildung liefert, mit der diploiden Chromosomenzahl 52 ausgerüstet. Diese kehrt denn auch in den Kernen des sich aus dem unbefruchteten Eie entwickelnden Embryos wieder. Die Samen erwiesen sich als keimfähig. Es liegt demnach also somatische Parthenogenesis vor, und zwar in einer Form, die sich durchaus an die bei *Taraxacum* vorkommende anschließt. —

Überblicken wir rückschauend die Vorkommnisse von somatischer Parthenogenesis, so finden wir sie verteilt auf folgende Familien:

Polypodiaceae (*Athyrium Filix-foemina* var. *clarissima* Bolton und var. *unco-glomeratum* Stansfield; *Scolopendrium vulgare* var. *crispum* Drummondiae),

Marsiliaceae (*Marsilia Drummondii* R. Br.),

Ranunculaceae (*Thalictrum purpurascens*, Th. Fendleri),

Rosaceae (*Alchimilla* § *Eualchimilla*),

Thymelaeaceae (*Wikstroemia indica*),

Compositae (*Antennaria alpina*, *A. fallax*, *A. neodioica*; *Taraxacum*; *Hieracium* § *Archieracium* und § *Pilosella*, je fast vollständig).

Bei allen den erwähnten Arten ist die Mikrosporenentwicklung mehr oder weniger gestört, so daß entweder gar kein oder nur ganz wenig normaler Pollen mehr entsteht. Nur *Thalictrum purpurascens* und *Hieracium aurantiacum* machen hiervon eine Ausnahme, indem sie vollkommen normalen und, wie wenigstens für *Hieracium aurantiacum* durch Bastardierungsversuche ausdrücklich festgestellt worden ist, auch befruchtungsfähigen Pollen hervorbringen. Beide Arten sind aber auch im weiblichen Geschlecht noch nicht gänzlich apomiktisch geworden, da partiell bei ihnen die Makrosporenbildung noch normal vor sich geht. Doch kann zwischen diesem Umstand und dem normalen Verlaufe der Pollenentwicklung kein direkter kausaler Zusammenhang bestehen, da bei dem ebenfalls noch partiell sexuellen *Hieracium excellens* kein guter Pollen mehr entsteht, und andererseits manche habituell parthenogenetischen *Taraxaca* normale Mikrosporen auszubilden scheinen.

Daß der Kern der Eizelle die diploide Chromosomenzahl erhält, wird auf zweierlei Weise erreicht: einmal durch Kombination mit Aposporie (so bei den parthenogenetischen Polypodiaceen und einigen

Hieracien), und dann dadurch, daß der Gametophyt zwar aus einer Spore hervorgeht, daß aber bei deren Bildung die Reduktionsteilung unterbleibt (so bei den anderen erwähnten somatisch parthenogenetischen Gewächsen). Bei der zweiten Modalität bestehen zwischen den einzelnen Arten nicht unwesentliche Unterschiede hinsichtlich der Anzahl von Teilungen, durch die die Makrosporenmutterzelle zur Makrospore wird. Normalerweise sind es zwei Teilungsschritte, die man unter dem Namen Tetradenteilung zusammenfaßt, und während deren die Reduktion der Chromosomenzahl erfolgt; es entstehen dabei natürlich vier Tochterzellen, die vier Makrosporen, von denen aber bei den höheren Pflanzen gewöhnlich nur eine zur Keimung gelangt und den Gametophyten liefert, während die drei anderen resorbiert werden.

Da also nur noch die Entstehung einer einzigen Makrospore erforderlich ist, wäre die Tetradenteilung an sich überflüssig, und wenn sie trotzdem bei der überwiegenden Mehrzahl der amphimiktischen Phanerogamen beibehalten worden ist (und auch bei den Tieren in der Polkörperbildung), so hängt das wohl damit zusammen, daß eben mit der Tetradenteilung die Reduktion der Chromosomenzahl verknüpft zu sein pflegt.

Da nun bei den somatisch parthenogenetisch gewordenen Pflanzen aber auch diese Reduktion unnötig geworden ist, fällt auch der letzte Grund für die Beibehaltung der Tetradenteilung, und so finden wir denn auch, daß sie ganz oder wenigstens partiell ausgeschaltet wird. Bei *Marsilia*, *Thalictrum* und den *Eualchimillen* finden wir den geringsten Grad der Rückbildung: hier ist die volle Tetradenteilung beibehalten, nur erfolgt sie durch zwei typische Karyokinesen. In anderen Fällen ist eine der beiden Teilungen unterdrückt, so bei *Taraxacum*, manchen *Hieracien*, und in wieder anderen schließlich fallen beide aus, so bei *Antennaria* und *Wikstroemia*.

Man kann darin eine Anpassung an die Parthenogenesis erblicken, was freilich im Grunde nur dann statthaft ist, wenn man die Korrelation zwischen Tetraden- und Reduktionsteilung für sehr enge hält; denn nur dann würde das Überflüssigwerden der letzteren das der ersteren begreiflich machen. Nun sind aber die Korrelationen zwischen den beiden Erscheinungen keineswegs unlösbar, denn wir kennen obligatorisch amphimiktische Pflanzen (*Lilium*, *Lemna*, *Narcissus*, *Costus*, *Sium* u. a.), bei denen — offenbar in Anpassung daran, daß doch nur eine Makrospore zur Keimung gelangt — die Tetradenteilung nicht stattfindet und die Reduktionsteilung auf die ersten Keimungsteilungen der Makrospore verlegt worden ist. Ja sogar bei ein und derselben Species, *Salix glaucophylla*, kann sich nach Chamberlain (1897) die Makrosporenmutterzelle einmal, zweimal oder gar nicht teilen. Es geht also daraus hervor, daß die Tetraden-

teilung unterbleiben kann, ohne daß deswegen auch die Reduktion der Chromosomenzahl unterbleiben muß, und daher darf auch nicht umgekehrt ohne weiteres geschlossen werden, daß der Ausfall der letzteren den der ersteren nach sich ziehen müsse.

Makrosporen aber bleiben unseres Erachtens die „Makrosporen“ von *Marsilia* und die Embryosäcke der parthenogenetischen Phanerogamen auch dann, wenn sie unter völliger Ausschaltung der Tetradenteilung direkt aus der Makrosporenmutterzelle entstehen, und wir können daher Strasburger (1904, p. 160) nicht zustimmen, wenn er sie nicht mehr als Makrosporen gelten lassen, sondern in ihnen nur Gewebszellen des Elters sehen will. Dann wäre auch der Embryosack von *Lilium* usw. keine Makrospore. Ebensowenig können wir auch der Ansicht von Juel (1900, p. 41; vgl. auch sein Referat über Rosenberg's Hieracium-Arbeit im Botan. Centralbl., Bd. 104, 1907, p. 646) beipflichten, wonach die Entstehung des Embryosackes aus der Embryosackmutterzelle ohne Tetradenteilung als ein mit der Aposporie homologer Vorgang aufgefaßt wird; denn dann müßte auch bei *Lilium* Aposporie vorliegen, was Juel (l. c. 1900) ausdrücklich ablehnt, und überdies ist ja hier die Sporenbildung nicht ausgeschaltet wie bei der Aposporie, sondern sie erfolgt nur auf andere Weise, und der Gametophyt geht auch hier aus der Spore hervor.

B. Generative Parthenogenesis.

Das Wesen der generativen Parthenogenesis besteht darin, daß sich aus einem unbefruchteten Ei, dessen Kern mit der haploiden Chromosomenzahl ausgerüstet ist, ein Sporophyt bildet. Es sind dabei, wie bei der generativen Apogamie, theoretisch zwei Fälle denkbar: 1. kann der ganze Entwicklungszyklus ohne Änderung der Chromosomenzahl, also mit dauernder Beibehaltung der haploiden Phase durchgemacht werden. Der Gametophyt hat dann die für ihn typische, der Sporophyt die für ihn abnorme haploide Chromosomenzahl, und eine Reduktionsteilung bei der Sporenbildung wäre natürlich undenkbar; 2. könnte bei der Entwicklung des haploidechromosomigen Eies zum Sporophyten eine regenerative Verdoppelung der Chromosomenzahl eintreten, so daß sich also der ganze Entwicklungsgang von dem normalen nur dadurch unterscheidet, daß die an sich durch die Befruchtung erfolgende Verdoppelung der Chromosomenzahl hier auf eine apomiktische Weise erzielt würde.

Für die letztere Form der generativen Parthenogenesis sind aus dem Pflanzenreiche bisher noch keine Beispiele bekannt geworden, und es erübrigt sich daher für uns eine eingehendere Diskussion darüber. Es sei nur kurz darauf hingewiesen, daß jedenfalls keine

theoretischen Gründe dafür vorhanden sind, daß sie überhaupt nicht vorkommen könne; denn es sind aus dem Tierreiche Fälle von generativer Parthenogenesis mit stattfindender Chromosomenverdoppelung bekannt. So fand Kostanecki (1904), daß in den Eiern von *Mastra*, einem Mollusken, die er, obwohl sie nur die haploide Chromosomenzahl besaßen, durch gewisse Mittel künstlich zu parthenogenetischer Entwicklung veranlassen konnte, die bei der ersten Teilung auftretenden Tochterchromosomengruppen sich zu einem nunmehr mit der diploiden Chromosomenzahl ausgerüsteten Kern vereinigen. Es ist das ein Verhalten, das in mancher Hinsicht an die Parthenomixis erinnert (vgl. p. 320).

Die andere Form der generativen Parthenogenesis hat mit der generativen Apogamie das gemeinsam, daß bei ihr der ganze Entwicklungskreislauf mit der haploiden Chromosomenzahl verläuft, wie das ja auch z. B. bei dem generativ apogamen *Nephrodium molle* der Fall ist. Auch hierfür haben wir bemerkenswerte Beispiele aus dem Tierreiche. So ist die bekannte experimentelle Parthenogenesis der Seeigel an dieser Stelle zu nennen, vor allem aber die berühmte Parthenogenesis der Honigbiene. Für deren sich parthenogenetisch entwickelnde Drohneneier hatte Petrunkevitch (1901) angegeben, daß bei der ersten Furchungsteilung eine regenerative Verdoppelung der Chromosomen eintrete; nach den neuesten Untersuchungen von Meves (1907) aber liegen die Dinge hier anders: das Ei entwickelt sich einfach mit der haploiden Chromosomenzahl 16, so daß später bei der Spermatogenese im Drohnenhoden keine Reduktion stattfindet, und die eigentümliche Tatsache vorliegt, daß das Männchen einer Species durchgehends die haploide, das Weibchen in allen Zellen abgesehen von den reifen Eiern die diploide Chromosomenzahl führen.

Von Archegoniaten und Phanerogamen kennen wir bisher noch kein sicheres Beispiel generativer Parthenogenesis, da sich, wie schon erwähnt, die Angabe von Nathansohn (1900), wonach bei manchen Marsilia-Arten solche durch Temperaturerhöhung künstlich inducierbar sein sollte, bei der Nachuntersuchung durch Strasburger nicht bestätigt hat. Für theoretisch unmöglich können wir es aber auch bei Archegoniaten und Phanerogamen nicht halten, daß ein Ei mit der reduzierten Chromosomenzahl im Kern sich unbefruchtet zu einem Sporophyten mit haploidchromosomigen Kernen entwickelt, da es eben im Tierreich genug Fälle dafür gibt, und wir überdies wissen, daß bei der generativen Apogamie von *Lastrea pseudomas cristata apospora* und von *Nephrodium molle* aus den haploidchromosomigen Zellen des Prothalliums haploidchromosomige Sporophyten hervorgehen, deren Habitus durchaus normal ist.

So sind es nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse nur gewisse Algen (und vielleicht auch einige Pilze), die uns Beispiele

für generative Parthenogenesis liefern. Wir haben hier vor allem an die wichtigen Untersuchungen von Klebs (1896) über experimentelle Parthenogenesis bei Konjugaten und anderen Algen anzuknüpfen. Soweit es sich dabei um Vorkommnisse handelt, die cytologisch noch nicht geklärt sind, wenn sie auch experimentell völlig sichergestellt sind, haben wir sie bereits im zweiten Kapitel kurz besprochen, worauf hier nochmals verwiesen sei.



Fig. 13. *Spirogyra mirabilis*.
Erklärung im
Text.
(Nach Klebs
1896,
Fig. 7, p. 255.)

Conjugatae. Die Angaben über Parthenogenesis bei Mesotaeniaceen, über die man bei Oltmanns (1904, p. 55) einiges findet, sind noch unsicher. Dafür liegen um so genauere Untersuchungen über die Zygnemaceen vor (Klebs 1896, p. 245), die zwar auch noch der ergänzenden Aufhellung der cytologischen Einzelheiten bedürfen, immerhin aber auch so schon eine verhältnismäßig genaue Beurteilung zulassen.

Es lagen, als Klebs seine Untersuchungen begann, schon eine Reihe von gelegentlichen früheren Beobachtungen darüber vor, daß die Protoplasten kopulierender Zellen mancher *Spirogyra*-Arten und anderer Zygnemaceen aus irgendwelchen zufälligen Gründen nicht zur Verschmelzung gelangten, sondern für sich zur Ruhe kamen und Azygosporen oder Parthenosporen bildeten. Wenn es sich dabei um an sich normal sexuelle Formen handelte, bei denen die Parthenosporenbildung offenbar nur unter ganz bestimmten Bedingungen eintrat, so waren andererseits auch Arten bekannt, die vollkommen geschlechtslos geworden, nur noch zygotenähnliche ungeschlechtliche Sporen erzeugen. Beide Fälle sind natürlich scharf voneinander zu unterscheiden.

Was zunächst die völlig apomiktisch gewordenen Zygnemaceen anbelangt, so mag das Verhalten der bekannten *Spirogyra mirabilis* (Hassall) Ktztg. als für sie typisch kurz geschildert sein (nach Klebs 1896, p. 254, wo auch ältere Literaturangaben).

Wenn bei dieser Art die Sporenbildung einsetzt, so schwellen die Zellen der Fäden an, während sich gleichzeitig ihr Protoplast kontrahiert, um sich in eine braun gefärbte Spore umzuwandeln, die vollkommen den Zygoten der anderen Arten entspricht. Auch bei der Keimung verhalten sich die Parthenosporen genau wie die Zygoten. Bemerkenswert ist nun vor allem, daß, wie Klebs feststellte, die Sporenbildung bei *Spirogyra mirabilis* von durchaus den gleichen Bedingungen abhängt, wie die Zygotenbildung durch Kopulation bei den

normalgeschlechtlichen Arten. Freilich läßt sich daraus allein nicht etwa der sichere Schluß ziehen, daß in der Tat eine apomiktisch gewordene Art vorliegt. Oltmanns (1904, p. 71) möchte das annehmen, während Klebs dazu neigt, in *Spirogyra mirabilis* den einfachsten Typus einer noch nicht geschlechtlichen Art zu sehen, von der erst die konjugierenden Species abstammen. In diesem Falle würde es sich natürlich nicht um Apomixis handeln. Wenn solche aber vorliegt, was sich freilich schwer wird entscheiden lassen, müßten wir in *Spirogyra mirabilis* eine habituell parthenogenetisch gewordene Art erblicken. Ebenso natürlich auch in anderen sich wie *Spirogyra mirabilis* verhaltenden Zygnemaceen, wie *Zygnema spontaneum*, *Zygnema reticulatum* Hallas und *Gonatonema Wittrock*.

Sicherer beurteilen läßt sich die fakultative Parthenogenesis der normal sexuellen Arten, wie sie nach Beobachtungen von Rosenvinge (1883) am natürlichen Standorte bei *Spirogyra groenlandica* vorkommt, bei der sich in den Fäden bald Zygoten, bald Parthenosporen fanden, und wie sie Klebs (1896, p. 246 ff.) durch künstliche Eingriffe bei *Spirogyra inflata*, *longata* und *varians* hervorgerufen konnte.

Es gelang Klebs, bei den drei erwähnten Arten dadurch künstlich Parthenogenesis herbeizuführen, daß er die Protoplasten der Gameten im richtigen Moment durch schwach wasserentziehende, dabei nicht schädliche Substanzen an ihrer Vereinigung hinderte. Es entstanden so mit derber Membran umgebene Parthenosporen, die im Bau und in der Keimfähigkeit vollkommen den Zygoten entsprachen und sich von diesen nur durch geringere Größe unterschieden, auch wohl durch etwas geringere Widerstandsfähigkeit und späteren Eintritt der Keimung. Bei *Spirogyra longata* und *varians* besteht zwischen den männlichen und den weiblichen Gameten nicht der geringste Unterschied hinsichtlich der Fähigkeit, Parthenosporen zu bilden, bei *Spirogyra inflata* dagegen scheinen die weiblichen Zellen besser dazu imstande zu sein als die männlichen.

Dabei ist nun sehr beachtenswert, daß nicht jede beliebige vegetative Zelle, sondern nur eine solche, die in der Vorbereitung für die Konjugation begriffen ist, zur Parthenogenesis genötigt werden

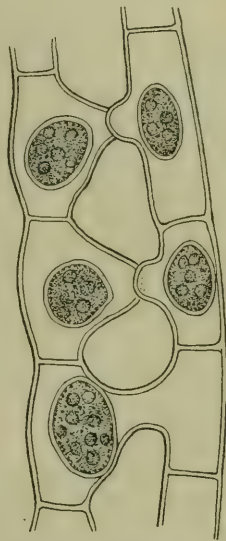


Fig. 14. *Spirogyra varians*. Parthenosporenbildung. Die Alge war nach Beginn der Kopulation in 1proz. Nährlösung übertragen worden. Unten eine Zygote, in der Mitte und oben je zwei Parthenosporen. (Nach Klebs 1896, Fig. 5, p. 249.)

kann, und zwar ist der richtige Moment dann herangekommen, wenn die bereits durch Fortsätze vereinigten Zellen beginnen, ihren Turgor herabzusetzen und sich zu kontrahieren, meist ehe noch die trennende Wand aufgelöst wird. In früheren Stadien werden sie einfach wieder vegetativ. Dadurch wird der ganze Vorgang als echte Parthenogenese gekennzeichnet, denn die Zellen, die in Entwicklung treten, ohne miteinander zu verschmelzen, sind keine gewöhnlichen vegetativen Zellen, sondern echte Keimzellen.

Die cytologischen Verhältnisse, deren vergleichendes Studium besonders für die Keimung der Zygoten und Parthenosporen sehr wichtig wäre, sind hier noch nicht bekannt. Man wird als sicher annehmen dürfen, daß bei der Keimung der Zygoten, die übrigens immer nur einen Keimling ergibt, eine Reduktion der Chromosomenzahl stattfindet. Auch die neueste Arbeit hierüber von Tröndle (1907; vgl. dort die ältere Literatur) gibt darüber noch keinen endgültigen Aufschluß. Da aber der *Spirogyra*-Faden haploid ist, und in der Zygote nachgewiesenermaßen eine regelrechte Kernverschmelzung stattfindet, ist die Annahme unvermeidlich, daß die ersten Keimungsteilungen die Reduktion durchführen. Bei der Keimung der Parthenosporen wird man entsprechend annehmen können, daß einfach die Reduktion unterbleibt und die ersten Teilungen typisch verlaufen, wie das ja gar nicht anders sein kann, da nur haploidchromosomige Kerne vorhanden sind.

Wahrscheinlich ist die Befähigung zu solcher fakultativer generativer Parthenogenese innerhalb der Familie der Zygnemaceen weiter verbreitet. Untersuchungen darüber wären erwünscht.

Auch bei verschiedenen Desmidiaceen konnte Klebs (1896, p. 256 ff.) künstliche Parthenogenese herbeiführen. Er berichtet darüber (l. c., p. 260): „Ich bemerkte sie [Parthenosporen] zuerst bei *Cosmarium Botrytis* in 5proz. Rohrzuckerlösung. Der Beginn der Kopulation verlief ganz normal, die beiden Zellen, durch Gallerte vereinigt, öffneten ihre Zellwand, die Protoplasten traten heraus, kamen aber, ohne Verschmelzung zu zeigen, jeder für sich zur Ruhe und bildeten sich zu Sporen um, an denen auch die charakteristische Stachelbekleidung hervortrat. Sie glichen in allem den Zygoten, nur daß sie kleiner waren. Als ich kopulationsfähiges Material von *Closterium Lunula* zur Verfügung hatte, wandte ich ebenfalls eine 4proz. Rohrzuckerlösung an. Es bildeten sich überhaupt ausschließlich Parthenosporen aus. Diese blieben aber innerhalb der alten Zellmembran stecken, obwohl diese an der gewöhnlichen Stelle gesprengt und an der Öffnung mit Gallertesubstanz versehen war. Ich bemerkte indessen auch Zellen, wo die Membran noch unzerissen war und die Parthenospore noch ganz umschloß, die sich zu einer zygotenähnlichen, reifen Spore ausgebildet hatte. Wir haben dem-

gemäß bei den Desmidiaceen die gleiche Erscheinung wie bei *Spirogyra*. Zwei Zellen, die sich zur Kopulation anschicken, erzeugen bei Anwendung schwach wasserentziehender Mittel je eine Parthenospore.“

Über die Keimung der Parthenosporen ist noch nichts bekannt, ebensowenig etwas über die Kernverhältnisse. Doch wird man, da bei der Keimung der Zygoten zweifellos eine Reduktionsteilung stattfindet und die vegetativen Desmidiaceenzellen haploid sind, die Parthenogenesis von *Cosmarium* und *Closterium* als generative ansehen müssen.

Dictyotaceae. Wenigstens Ansätze zu einer parthenogenetischen Entwicklung der Eier sind auch bei den Dictyotaceen beobachtet worden. Williams (1905, p. 553) fand, daß unbefruchtete Eier von *Dictyota* und von *Haliseris* „segmented a few times parthenogenetically and then died“. Es war das übrigens auch Thuret und Bornet schon bekannt.

Hier besteht also zwischen den befruchteten und den unbefruchteten Eiern der sehr wesentliche Unterschied, daß sich nur aus den ersteren lebensfähige Keimlinge entwickeln können, während das Wachstum der unbefruchteten Eier, soweit die Beobachtungen reichen, schon nach einigen wenigen Teilungen zum Stillstand kommt. Doch möchte ich es für wahrscheinlich halten, daß es gelingen dürfte, sie unter gewissen Bedingungen doch zur Weiterentwicklung zu veranlassen. Da ihre Kerne die reduzierte Chromosomenzahl besitzen, handelt es sich um Ansätze zu generativer Parthenogenesis.

In allen diesen Fällen von generativer Parthenogenesis bei Algen könnte man freilich sagen, sie sei nicht unmittelbar mit einer eventuell bei Phanerogamen vorhandenen generativen Parthenogenesis vergleichbar, weil bei diesen der diploidchromosomige Sporophyt die dominierende Generation sei, die dann haploidchromosomig auftreten müsse, während bei *Spirogyra*, *Cosmarium* usw. der Thallus von vornherein haploid ist. In diesem Sinne haben sich auch z. B. Davis (1905, p. 562) und Strasburger (1906, p. 2) geäußert. Beide sind der Ansicht, die Leichtigkeit, mit der sich bei Chlorophyceen und bei Phaeophyceen Parthenogenesis einstelle, hänge damit zusammen, daß bei ihnen nur noch die haploide Generation vorhanden sei, und die Gameten die für diese nötige Chromosomenzahl besäßen. Sie brauchen demnach nur zum Thallus auszuwachsen.

Wir können diese Auffassung nicht teilen und werden das in dem Kapitel, das die Beziehungen zwischen Parthenogenesis, Apogamie und Generationswechsel behandelt, ausführlich zu begründen versuchen. Hier sei nur kurz darauf hingewiesen, daß ja die Eizelle tatsächlich gar nicht direkt zum Thallus auswächst, sondern zur Parthenospore wird, also zunächst in das Zygotenstadium übergeht, und das stellt eben bei den erwähnten Algen die Sporophytengeneration vor.

C. Die Merogonie.

Im unmittelbaren Anschluß an die generative Parthenogenesis ist nun noch die Erscheinung der Merogonie zu besprechen. Der Ausdruck Merogonie wurde von Delage (1899) für die erfolgreiche Befruchtung eines kernlosen Eibruchstückes durch ein Spermatozoon eingeführt. Es handelt sich dabei natürlich stets um künstlich kernlos gemachte Eifragmente, die durch das Eindringen einer männlichen Keimzelle einen neuen haploiden Kern erhalten.

Sie wurde zuerst von O. und R. Hertwig (1887) und Boveri (1889) bei Tieren, und zwar bei Echinodermeneiern festgestellt, ist aber, wie spätere Untersuchungen besonders von Delage zeigten, auch noch bei anderen Tierarten, so Anneliden und Mollusken, möglich.

Für Pflanzen ist sie bisher nur bei der Fucacee *Cystosira barbata* gefunden worden (Winkler 1901, p. 753); es unterliegt aber wohl keinem Zweifel, daß sie sich auch noch bei anderen Pflanzen mit freischwimmenden Eiern wird feststellen lassen. Bei *Cystosira* wurde nach einer im Original einzusehenden Methode das Ei im Moment des Auschlüpfens aus dem Oogonium in einen kernlosen und einen kernhaltigen Teil zerlegt und sofort nach Beendigung dieser Manipulation frisches spermatozoenhaltiges Wasser zugesetzt. In mehreren Versuchen gelang es, aus den beiden Eiteilen, nachdem in jeden je ein Spermatozoon eingedrungen war, Keimlinge zu züchten, die sich so weit entwickelten, als sich unter den betreffenden Versuchsbedingungen auch aus normal befruchteten Eiern hervorgegangene Keimlinge heranziehen ließen. Allerdings wuchs der aus dem kompletten befruchteten Ei entstandene Keimling etwas rascher als der aus dem besamten Eibruchstück hervorgegangene. Trotzdem darf man wohl annehmen, daß es unter geeigneten Kulturbedingungen gelingen wird, auch aus solchen Keimlingen erwachsene Pflanzen zu erziehen.

Die Kernverhältnisse sind cytologisch noch zu untersuchen. Da das Eibruchstück kernlos war und der Kern des Spermatozoons die haploide Chromosomenzahl besitzt, wird man vermuten dürfen, daß — sofern nicht etwa eine regenerative Verdoppelung der Chromosomenzahl eintreten sollte — auch die Kerne des Sporophytenembryos haploidchromosomig sein werden. Es läge dann eine völlige Analogie zur generativen Parthenogenesis vor, mit dem Unterschiede, daß die Kerne hier nicht vom mütterlichen, sondern vom väterlichen Keimzellkern abstammen, und der entwicklungserregende Reiz hier derselbe wie bei der normalen Befruchtung ist, während er bei der Parthenogenesis in irgend einem anderen Faktor zu suchen ist. Es sei noch bemerkt, daß sich spontane Parthenogenesis bei der erwähnten *Cystosira* nicht beobachten läßt, und daß es bisher auch noch nicht gelungen ist, sie experimentell zu künstlicher Parthenogenesis zu veranlassen.

Giard (1901) hat darauf hingewiesen, daß bereits Rostafinski (1877) Versuche über die Frage angestellt hat, ob man das Ei von *Fucus vesiculosus* teilen und die Teile einzeln befruchten kann. Es gelang ihm das auch, und er konstatierte dabei, daß sich nach dem Zusatz von Spermatozoen um alle, auch die kleinsten Fragmente, Membranen ausbilden, daß sich aber nur diejenigen zu Keimlingen weiterbilden, „qui contiennent les substances constitutives des trois couches de l'oeuf“ (nach der Übersetzung von Giard). Wenn Giard hieraus den Schluß glaubt ziehen zu müssen, daß Rostafinski als erster die Möglichkeit der Merogonie erwiesen habe, so scheint das angesichts des von Rostafinski selbst Berichteten nicht zulässig zu sein. Durch Rostafinski's Versuche ist nur der an sich sehr wichtige Nachweis erbracht, daß man von einem Ei Teile absprengen kann, ohne ihm die Möglichkeit zu nehmen, befruchtet zu werden und sich zu einem kompletten Keimling zu entwickeln. Ob aber auch kernlose Bruchstücke dazu imstande sind, geht aus seinen Angaben nicht hervor; eher könnte man aus der Bemerkung, es würden nur die Fragmente befruchtet, die „die Bestandteile aller drei Schichten des Eies“ enthielten, auf das Gegenteil schließen. Genauer vermag ich das nicht zu entscheiden, da die Arbeit von Rostafinski polnisch ohne deutsches Résumé erschienen, in keiner botanischen Zeitschrift referiert und mir nur durch die kurze Inhaltsangabe bekannt geworden ist, die Giard 1901 von ihr nach der Veröffentlichung meiner Merogonieversuche gegeben hat. Dieser Umstand entschuldigt zur Genüge, daß mir und übrigens allen anderen Merogonieforschern die Versuche Rostafinski's bis zu der erwähnten Veröffentlichung von Giard völlig unbekannt geblieben waren.

Fünftes Kapitel.

Die Parthenokarpie.

Mehr anhangsweise wollen wir auf eine Erscheinung etwas näher eingehen, die an sich manches Gemeinsame mit der Parthenogenesis und Apogamie hat, und deren nähere Erforschung insofern nicht ohne Wichtigkeit für die Parthenogenesisforschung ist, als damit eine sehr gefährliche Fehlerquelle für Untersuchungen über das Vorhandensein oder Fehlen von Parthenogenesis oder Apogamie wegfällt. Es ist die Erscheinung der Parthenokarpie.

Der Terminus Parthenokarpie wurde von Noll (1902, p. 11) für die Befähigung mancher Pflanzen eingeführt, auch unter Ausschluß der Befruchtung äußerlich normal gestaltete, aber mit tauben oder gar keinen Samen versehenen Früchte auszubilden. Entdeckt wurde dieses Verhalten schon vom älteren Gärtner (1788, p. LXII), der es als *fructificatio spuria* bezeichnete, und zum ersten Male kritisch untersucht vom jüngeren Gärtner (1844, p. 558 ff.), der es Fruchtungsvermögen nannte. Bei ihm und in der späteren Literatur verstreut finden sich zahlreiche Angaben über die mehr oder weniger stark vorhandene Befähigung gewisser Pflanzen der verschiedensten Familien zur Parthenokarpie, und es wäre ein an sich und auch für die Parthenogenese-Forschung sehr dankenswertes Unternehmen, alle diese Angaben zusammenzustellen und kritisch und experimentell auf ihre Zuverlässigkeit zu prüfen.

Mit Recht betont Noll (l. c.), es käme streng genommen als Parthenokarpie im eigentlichen Sinne „nur die Fruchtbildung unter Ausschluß jeglicher Bestäubung (und nicht etwa nur unter Ausschluß der Befruchtung) in Betracht; mit anderen Worten bleibt dabei die Keuschheit des Gynäceums maßgebend und nicht die aus irgendwelchen Gründen ausbleibende Mutterschaft trotz erfolgter Bestäubung“. Doch dürfte es sich unseres Erachtens empfehlen, den Begriff weiter zu fassen und Parthenokarpie allgemein zu definieren als die Erzeugung von Früchten mit gar keinen oder mit tauben Samen. Es wäre dann etwa zu unterscheiden zwischen stimulativer Parthenokarpie, bei der die taube Frucht nur nach Bestäubung mit eigenem oder fremdem Pollen, infolge eines Insektenstiches oder sonst einer Reizwirkung entsteht, und vegetativer Parthenokarpie, bei der die taube Frucht ohne alle Bestäubung oder sonstige äußere Reizung gebildet wird.

Die bisher vorliegenden Tatsachen lassen es wahrscheinlich erscheinen, daß vegetative Parthenokarpie verhältnismäßig seltener ist als stimulative. Noll beschreibt in seiner citierten Mitteilung einen Fall vegetativer Parthenokarpie bei der Gurke und erwähnt als andere schon bekannte Fälle solcher rein vegetativen Fruchtentwicklung noch die Feige und die kernlose Mispel. Doch liegen über die Befähigung zu vegetativ parthenokarper Fruchtbildung auch noch anderer Pflanzen schon von Gärtner (1844, p. 560 u. a. a. O.) Angaben vor, an deren Zuverlässigkeit nicht zu zweifeln ist. Später sind dann auch noch von anderer Seite, so von Solacolu (1905), weitere Beispiele beigebracht worden, und neuerdings hat Ewert (1906 und 1907) es bewiesen, daß auch an Obstbäumen kernlose Früchte ohne Einwirkung des Pollens entstehen können.

Die Beziehungen zwischen Parthenokarpie, und zwar vegetativer Parthenokarpie, und Parthenogenese der höheren Pflanzen sind in-

sofern sehr enge, als ja die Parthenogenesis in allen bisher bekannten Fällen mit Parthenokarpie verknüpft ist; denn es entwickeln sich ja dabei ohne alle Bestäubung nicht nur Embryonen und Samen, sondern auch Früchte. Schon Noll (l. c., p. 12) weist darauf hin und bemerkt, daß hier eine Parthenokarpie vorliege, „die entweder von der Embryo- bzw. der Samenentwicklung stimuliert wird (embryogene Parthenokarpie), oder aber auch selbständig neben dieser einhergehen könnte und dann einzureihen wäre in die Erscheinungen der autonomen, sterilen Parthenokarpie, wie sie bei der Gurke vorliegt“.

Die Frage, ob bei parthenogenetischen Pflanzen sich die Parthenogenesis mit embryogener oder mit autonomer vegetativer Parthenokarpie kombiniert, ob also die Frucht sich infolge korrelativer Wechselbeziehungen zu den Samen oder von diesen unabhängig ausbildet, wird zugunsten der embryogenen Parthenokarpie dann bejahend beantwortet werden müssen, wenn sich niemals neben den samenhaltigen Früchten auch normal gestaltete, aber samenfreie Früchte finden. Kommen dagegen bei einer parthenogenetischen Pflanze taube Früchte neben fertilen vor, so wird man annehmen müssen, daß auch die samenführenden Früchte sich autonom parthenokarp entwickelt haben, ohne daß notwendig von den wachsenden Samen aus Reizwirkungen ausgehen müßten.

Daß andererseits überhaupt solche korrelative Wechselwirkungen zwischen der Entwicklung von Samen und der Ausbildung der Frucht bestehen, zum Teil sehr inniger Art, ist nicht zu bezweifeln. Es geht schon daraus hervor, daß eben zahlreiche Pflanzen bei ausbleibender Samenentwicklung nicht zur Parthenokarpie befähigt sind, ist überdies z. B. durch Massart (1902) u. a. experimentell sichergestellt. Doch sind wenigstens in vielen Fällen diese korrelativen Wechselbeziehungen nicht so intimer Art, daß sie nicht gelöst werden könnten, derart, daß die eine der beiden korrelativ miteinander verketteten Erscheinungen ohne die andere auftreten könnte. Das zeigt eben das Bestehen der vegetativen und besonders deutlich das der stimulativen Parthenokarpie, bei der es eines besonderen Reizes zur Auslösung der Fruchtentwicklung bedarf, bei der dann aber die Fruchtentwicklung selbst trotz der zwischen ihr und der Samenentwicklung bestehenden korrelativen Wechselwirkungen nicht genügt, nun auch die Samen- und Embryobildung, also Parthenogenesis auszulösen. Darüber, ob auch umgekehrt normale Samenentwicklung ohne Fruchtbildung möglich ist, scheint nichts bekannt zu sein; theoretisch ist es natürlich sehr wohl denkbar, und wenn ich nicht irre, kommt es z. B. beim Wein gelegentlich vor, daß die Beere nicht zur Ausbildung kommt, obwohl sich gesunde Samen entwickeln, so daß diese dann anstatt von der Beere nur von einer dünnen Fruchthaut umhüllt werden.

Für die Frage nach der Ursache der Parthenogenesis ergibt sich aus alledem jedenfalls, daß als auslösendes Moment für diese nicht etwa eine Parthenokarpie in Betracht kommen kann, die autonom oder durch irgend einen Reiz induciert ist und nun ihrerseits infolge der innigen korrelativen Wechselbeziehungen, die zwischen Frucht- und Samenentwicklung bestehen, die parthenogenetische Embryobildung zur Folge hätte. Da solche Wechselbeziehungen nachgewiesenermaßen existieren, bedarf das der ausdrücklichen Feststellung.

Noch in einer anderen Hinsicht ist, wie schon kurz angedeutet wurde, daß Bestehen der Parthenokarpie wichtig für die Parthenogenesis-Forschung: es ist eine der wichtigsten Fehlerquellen bei unkritischer Untersuchung. Besonders zahlreiche ältere Angaben über das angebliche Vorkommen von Parthenogenesis bei dieser oder jener Pflanze erklären sich als Verwechslung mit Parthenokarpie, die ja unter Umständen so weit gehen kann, daß sich nicht nur die Frucht, sondern auch die Samenhüllen völlig normal ausbilden; nur fehlt eben der Embryo, und dessen Vorhandensein muß also immer ausdrücklich konstatiert sein, ehe eine Angabe über Parthenogenesis Glauben verdient.

Dabei ist übrigens auch, worauf besonders Ewert (1907, p. 8 ff.) aufmerksam gemacht hat, zu beachten, daß Parthenokarpie unter Umständen nur dann eintritt, wenn sämtliche Blüten des Individuums unbestäubt bleiben, da sonst die befruchteten Blüten den unbefruchtet gebliebenen gegenüber so stark in der Entwicklung bevorzugt sind, daß die letzteren selbst bei vorhandener Befähigung zu vegetativer Parthenokarpie zurückbleiben und schließlich unreif abfallen. Auch bei Untersuchung über die Befähigung einer Pflanze zu Parthenogenesis oder Apogamie ist dieser Umstand zu berücksichtigen (vgl. Winkler 1905, p. 215 und 256).

Natürlich wäre bei cytologischer Untersuchung parthenokarper Früchte besonders auf das Verhalten der im Embryosack befindlichen Elemente zu achten.

Sechstes Kapitel.

Das Wesen der Apogamie und Parthenogenesis.

Wir haben schon mehrfach darauf hingewiesen, daß die von uns gegebenen Definitionen der Begriffe Apogamie und Parthenogenesis nicht von allen Forschern anerkannt werden. In diesem Kapitel

sollen sie daher eingehender begründet und über die abweichenden Ansichten referiert werden.

Daß darüber, daß Apogamie als die apomiktische Entstehung eines Sporophyten aus vegetativen Zellen des Gametophyten anzusehen ist, im allgemeinen Übereinstimmung herrscht und nur Strasburger (1904, p. 58) eine abweichende Ansicht ausgesprochen hat, wurde bereits erwähnt (vgl. p. 301), und wir können hier auf das früher Gesagte verweisen.

Auch hinsichtlich der Parthenogenesis herrscht insofern Einigkeit, als man allgemein in ihr die Entwicklung eines unbefruchteten Eies zum Sporophyten erblickt. Meinungsdivergenzen bestehen aber darüber, was als ein Ei, resp. als Keimzelle überhaupt anzusehen ist. Nach Juel (1900, p. 40, 45; 1904, p. 2), Murbeck (1901, p. 36), Guérin (1904, p. 81) und Strasburger (1904, p. 58 f.; 1907, p. 164 ff.) ist ein Ei, dessen Kern mit der diploiden anstatt mit der haploiden Chromosomenzahl ausgerüstet ist, gar kein echtes Ei, sondern nur eine eiähnlich gestaltete Körperzelle des Sporophyten. Was wir also somatische Parthenogenesis genannt haben, das ist nach dieser Auffassung keine Parthenogenesis, da kein Ei, sondern eine vegetative Zelle als Ausgangspunkt der Sporophytenbildung dient, es ist aber auch nicht Apogamie, da der Embryo nicht aus einer Gametophyten-, sondern aus einer Sporophytenzelle hervorgeht, sondern es ist ein einfacher vegetativer Propagationsvorgang, der prinzipiell etwa der Entstehung eines neuen Vegetationspunktes aus einer Blattzelle von *Begonia* durchaus homolog ist und mit Parthenogenesis nichts zu tun hat. Parthenogenesis wäre dann nur das, was wir als generative Parthenogenesis bezeichnet haben.

Wie ersichtlich ist, ist in diesem Zusammenhange die Frage nach dem Wesen der Parthenogenesis identisch mit der Frage nach dem Wesen der Keimzelle und sie spitzt sich dahin zu: ist eine mit einem diploidchromosomigen Kern versehene, sonst aber völlig typisch gestaltete Keimzelle in der Tat als Keimzelle anzusehen oder nicht? Ist also z. B. das Spermatozoon des somatisch apogamen *Athyrium Filix-foemina clarissima*, das vollkommen typisch geformt ist, lebhaft umherschwimmt und auch chemotaktisch normal empfindlich ist, das aber einen Kern mit der unreducierten Chromosomenzahl besitzt, ein Spermatozoon oder nicht? (Denn es ist selbstverständlich, daß die Auffassung der erwähnten Forscher, wenn sie überhaupt gilt, für die männliche Keimzelle ebenso gelten muß wie für die weibliche). In einem solchen Spermatozoon nur eine spermatozoenähnlich gestaltete vegetative Zelle zu sehen, hat gewiß von vornherein wenig Überzeugendes; doch müssen wir uns natürlich zur Abweisung der Ansicht nach objektiven Gründen umsehen.

Wir werden also zu untersuchen haben, ob eine äußerlich als solche keimtlliche Keimzelle mit diploidchromosomigem Kern als Keimzelle anzusehen ist oder nicht. Erweist sich das Erstere als richtig, dann bestehen die von uns eingehaltenen Begriffsumgrenzungen zu recht; trifft aber das letztere zu, so wird weiter zu entscheiden sein, ob die Entstehung eines Sporophyten aus der eihähnlich gestalteten Zelle als Apogamie oder als Propagation aufzufassen ist. Ersteres wird der Fall sein, wenn man in dem diploidchromosomigen Gametophyten tatsächlich einen Gametophyten erblickt. Letzteres, wenn man wie Strasburger den Generationswechsel für völlig ausgeschaltet hält. Diese letztere Frage wird in dem Kapitel zu behandeln sein, das von den Beziehungen zwischen Generationswechsel und Apomixis handelt (Kapitel 7).

Wir untersuchen zuerst die Frage, welche Umstände dafür sprechen, daß das Ei, auch wenn es einen Kern mit der diploiden Chromosomenzahl besitzt wie die Zellen des Sporophyten, doch einer solchen nicht gleichwertig ist.

Und zweitens die Frage, welche Umstände dafür sprechen, daß auch dem Ei mit diploidchromosomigem Kern Keimzellcharakter zukommt. Der Kürze halber soll das Ei, dessen Kern mit der diploiden Chromosomenzahl ausgerüstet ist, künftig einfach das diploide Ei im Gegensatz zum haploiden genannt werden. Es sei noch im voraus bemerkt, daß natürlich alles das, was wir in der Hauptsache für das diploide Ei ausführen, mutatis mutandis auch für das diploide Spermatozoon gilt.

1. Ist das diploide Ei einer somatischen Sporophytenzelle gleichwertig?

Was die Keimzellen wenigstens bei den höheren Pflanzen auf den ersten Blick von allen anderen Zellen verschieden erscheinen läßt, ist ihre typische Gestalt als Ei und Spermatozoon, die nur ihnen zukommt. Doch läßt sich daraus natürlich kein Schluß auf eine essentielle Verschiedenheit zwischen Keim- und Körperzellen ziehen, da ja die letzteren unter sich auch zahlreiche und sehr weitgehende Verschiedenheiten in ihrer Gestaltung aufweisen, ohne dadurch ihres gemeinsamen Charakters als Körperzellen entkleidet zu werden. Wenn daher die diploiden Eier und Spermatozoen äußerlich durchaus die typische Ei- und Spermatozoen-Gestalt beibehalten, so wollen wir auf diese Tatsache, wenn sie auch verdient, ausdrücklich betont zu werden, nicht allzuviel Gewicht legen, da die diploiden Keimzellen doch auch bei typischer Keimzellgestaltung Körperzellcharakter haben könnten. Wenn es sich daher nur um die Frage handelt, ob die

diploiden Keim- und Körperzellen einander gleichwertig sind oder nicht, so können wir für ihre Beantwortung der Tatsache ihrer verschiedenen Gestaltung keine entscheidenden Argumente entnehmen; wohl aber können wir das, wie später zu erörtern sein wird, mit mehr Sicherheit für die Beantwortung der Frage, ob den diploiden Keimzellen echte Keimzellnatur zukommt.

Es sind, soviel ich sehe, vor allem zwei Tatsachen, die, abgesehen von theoretischen Überlegungen, zu der Annahme führen, daß diploide Keimzellen und somatische Körperzellen trotz der gleichen Chromosomenzahl, die ihre Kerne führen, doch wesentlich verschieden, also einander nicht gleichwertig sind.

Die erste Tatsache ist der Umstand, daß die auf parthenogenetischem Wege entstandenen Nachkommen diöcischer Gewächse männlichen Geschlechts sein können. Bereits Regel (1859, p. 43) hat kurz darauf hingewiesen, daß, falls die Parthenogenesis einfach eine ungeschlechtliche Fortpflanzungsart sei, weibliche Pflanzen auf parthenogenetischem Wege auch nur weibliche Abkömmlinge produzieren könnten. Denn wir wissen, daß — von sehr seltenen Ausnahmen abgesehen, die wir hier ruhig unbeachtet lassen können — asexuell, aus vegetativen Zellen propagativ erwachsene Nachkommen einer Pflanze stets die Eigenschaften des Mutterindividuums und vor allem auch — bei diöcischen Gewächsen — dessen Geschlecht beibehalten. So liefert denn auch die *Caelebogyne ilicifolia*, deren Adventivembryonen ja aus somatischen Sporophytenzellen hervorgehen, ausschließlich weibliche Nachkommen. Und auch Murbeck (1901, p. 36) erklärt „die merkwürdige Konstanz der Alchimillen“ damit, „dass die Embryobildung ein rein vegetativer Vorgang ist; der Same mit der daraus aufgewachsenen Pflanze ist, wie die Brutknospen und der Steckling ganz einfach ein selbständig gewordener Teil der Mutterpflanze, und eben weil keine Befruchtung stattgefunden hat, ist der Abkömmling nur im Besitz solcher Eigenschaften, die das Mutterindividuum selbst kennzeichnen“.

Wenn also das diploide Ei in der Tat einer beliebigen Körperzelle gleichwertig wäre, dann dürfte aus ihm bei diöcischen Pflanzen mit somatischer Parthenogenesis stets nur weibliche Nachkommenschaft hervorgehen. Nun sind von den somatisch parthenogenetischen Pflanzen diöcisch *Antennaria*, *Thalictrum* und *Bryonia*, von welcher letzterer allerdings die Parthenogenesis noch nicht mit absoluter Sicherheit feststeht.

Bei *Antennaria alpina* sind männliche Individuen nach Kerner (1876) und Juel (1900) zwar selten, kommen aber doch vor. Bei allen von Juel untersuchten männlichen Blüten war entweder gar kein Pollen in den Antheren vorhanden, oder aber er war nicht normal entwickelt. Das scheint darauf hinzudeuten, daß sie partheno-

genetischen Ursprungs sind. Doch ist, worauf schon früher hingewiesen wurde (Winkler 1906, p. 249), noch eine andere Möglichkeit vorhanden: es könnte nämlich bei *Antennaria alpina* neben der parthenogenetisch gewordenen noch eine sexuell gebliebene, aber in raschem Verschwinden begriffene Rasse geben, deren Abkömmlinge männliche und weibliche Stöcke in vielleicht etwas zugunsten der letzteren verschobenem Prozentsatz lieferten. Dagegen spricht nun freilich, daß man bisher männliche Individuen mit zur Befruchtung tauglichem Pollen überhaupt noch nicht gefunden hat, und auch noch kein befruchtungsbedürftiger weiblicher Stock bekannt geworden ist. Wenn daher die männlichen Exemplare nicht Knospenvariationen weiblicher Stöcke darstellen, was bei ihrer verhältnismäßig großen Seltenheit immerhin nicht ganz ausgeschlossen ist, bleibt es das Wahrscheinlichste, auch sie als aus unbefruchteten Eiern entstanden anzusehen. Doch soll bei der Seltenheit der Fälle darauf zur Entscheidung unserer Frage kein allzugroßes Gewicht gelegt werden.

Als sichergestellt muß es bei *Thalictrum Fendleri* gelten, daß die parthenogenetisch erzeugten Keime zum Teil männliche Individuen ergeben, da Day (1896, p. 241) ausdrücklich angibt: „The seeds were planted and yielded abundantly staminate and pistillate Flowers“. Ob dasselbe für *Thalictrum purpurascens* gilt, ist nicht sicher, da Overton (1902 und 1904) keine Angaben über das Geschlecht der Pflanzen macht, die er aus parthenogenetisch erzeugtem Samen dieser Art erhielt. Daß hier männliche Blüten häufig sind, unterliegt zwar keinem Zweifel; doch kann man nicht behaupten, sie seien wenigstens zum Teil an parthenogenetisch entstandenen Pflanzen aufgetreten, da ja, wie früher berichtet wurde, bei *Thalictrum purpurascens* neben Parthenogenesis auch normale Amphimixis vorkommt, so daß man annehmen könnte, daß die männlichen Abkömmlinge immer nur aus den befruchteten Eiern hervorgingen. Kulturversuche können das leicht entscheiden. Einstweilen werden wir nach Analogie des *Thalictrum Fendleri* aber auch für *Thalictrum purpurascens* vermuten können, daß auch aus parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern männliche Stöcke hervorgehen können.

Bei *Bryonia* endlich sind nach Bitter (1904) alle parthenogenetisch entstandenen Stöcke männlich. Doch reichen die Erfahrungen bei dieser Pflanze noch nicht sehr weit, überdies ist noch unbekannt, ob es sich hier um somatische oder um generative Parthenogenesis oder gar um Apogamie handelt.

Bei Tieren, die zur Parthenogenesis befähigt sind, liegen, wie vergleichsweise angeführt sei, die Dinge so, daß aus den unbefruchteten Eiern je nach der Species entweder nur Weibchen (Thelytokie) oder nur Männchen (Arrhenotokie) oder aber gemischte Brut (Amphoterotokie) hervorgehen. Man vgl. dazu die zusammenfassenden Dar-

stellungen von Taschenberg (1892), Phillips (1903) und Hewat (1906).

Zusammenfassend können wir also sagen, daß es, selbst nach Ausschaltung der zweifelhaften Fälle, für einige parthenogenetische Pflanzen als erwiesen gelten muß, daß aus der Eizelle ein männliches Individuum hervorgehen kann. Wäre nun die diploide Eizelle einer beliebigen Körperzelle gleichwertig, so könnte das nicht der Fall sein, da dann das Tochterindividuum dasselbe Geschlecht wie die Mutterpflanze haben müßte, und wir kommen somit zu dem Schlusse, daß diploide Eizelle und somatische Sporophytenzelle nicht gleichwertig sind.

Diese ganze Argumentation besteht auch dann noch zu recht, wenn wir die Erwägungen von Correns (1907, p. 12 ff.) über die Beziehungen zwischen Parthenogenesis und Geschlechtsbestimmung berücksichtigen. Correns hat es in sehr scharfsinniger Beweisführung wahrscheinlich gemacht, daß, zum mindesten bei *Bryonia dioica*, die weiblichen Keimzellen alle die Tendenz haben, wieder weibliche Nachkommen zu liefern, die männlichen dagegen nur zur Hälfte die, zu Männchen zu werden, zur Hälfte die, Weibchen zu geben. Künstlich zu parthenogenetischer Entwicklung gebracht, müßten die Eier also ausschließlich Weibchen ergeben. Die Tatsache, daß nun aber bei der habituellen Parthenogenesis aus den unbefruchteten Eiern auch Männchen hervorgehen können, erklärt er sich (l. c., p. 13) damit, daß erstens einmal haploide und diploide Eier nicht streng vergleichbar seien, und daß zweitens und vor allem es sich bei der habituellen Parthenogenesis um Anpassungserscheinungen handeln müsse, wobei auch die Geschlechtstendenz beeinflusst worden sein könne.

Unsere Argumentation wird durch diese Erwägungen insofern nicht berührt, als ja die Anpassungen, ihr Bestehen vorausgesetzt, allein die diploide Eizelle, nicht aber auch die Körperzellen betreffen, da bei propagativer Vermehrung niemals ein Geschlechtswechsel auftritt. So bleibt also der Gegensatz zwischen den Sporophytenzellen und dem diploiden Ei bestehen.

Man könnte sich übrigens auch, falls die Correns'sche Annahme nicht für alle Pflanzen gelten und es Eizellen geben sollte, die wie die männlichen Keimzellen die Tendenz hätten, zur Hälfte männliche, zur Hälfte weibliche Nachkommenschaft zu liefern, umgekehrt das für parthenogenetische Organismen mit ausschließlich weiblicher Deszendenz wie *Chara crinita* dahin zurecht legen, daß bei ihnen in Anpassung an die sehr viel größere Wichtigkeit der weiblichen Individuen nur mehr Eier mit weiblicher Tendenz entstünden. —

Der zweite Punkt, der sich unseres Erachtens dafür anführen läßt, daß diploide Eizellen und vegetative Sporophytenzellen trotz der

gleichen Chromosomenzahl in ihren Kernen nicht gleichwertig sind, ist der Umstand, daß die Adventivembryobildung aus Nucellarzellen, also aus Sporophytenzellen, wie sie bei *Caelebogyne* usw. vorkommt, so gut wie immer, Parthenogenesis dagegen, auch somatische, so gut wie nie mit Polyembryonie verknüpft zu sein pflegt. Wir müssen annehmen, daß in beiden Fällen ein besonderer spezifischer Reiz die jeweils in Entwicklung tretenden Zellen zur Embryogenese veranlaßt. Wären nun Eizelle und Nucelluszellen physiologisch einander ganz gleich organisiert, so müßte man erwarten, daß beide Zellarten in gleicher Weise auf den Reiz reagierten, so wie wir ja auch sehen, daß bei der Nucellarembryonie eine größere Anzahl nebeneinander gelegener Nucelluszellen in Entwicklung zu treten beginnen. In Wirklichkeit aber verläuft die Sache eben so, daß entweder nur die Eizelle allein reagiert, oder aber nur die Nucelluszellen, obwohl doch beide in unmittelbarer Nachbarschaft gelegen sind, und obwohl im letzteren Falle, so z. B. bei *Citrus* und *Funkia*, die Eizelle sogar befruchtet worden ist, ihr Kern also über dieselbe Chromosomenzahl verfügt wie die Kerne der Nucelluszellen. Und daraus scheint mir hervorzugehen, daß die Eizelle eine Zelle sui generis auch dann bleibt, wenn sie diploid ist.

Wenn die beiden eben erörterten Umstände der Ansicht, daß das diploide Ei und vegetative Sporophytenzellen gleichwertig seien, nicht günstig sind, so fragt es sich, ob diese nicht eine Stütze findet in dem Umstande, daß beide Zellarten die gleiche Chromosomenzahl in ihren Kernen führen. Ist er es doch, der Strasburger veranlaßt, das diploide Ei für eine vegetative Körperzelle zu halten.

Aber, wie bereits früher ausgeführt wurde (Winkler 1906, p. 237), darin liegt offenbar eine Überschätzung der Bedeutung, die die Chromosomenzahl für den physiologischen Charakter der Zelle hat. Finden wir doch, daß alle die zahllosen Zellen des Sporophytenkörpers trotz — im allgemeinen — gleicher (diploider) Chromosomenzahl doch in ihren morphologischen Eigenschaften und physiologischen Leistungen tausendfach voneinander verschieden sind; auch in ihrer Entwicklungsfähigkeit: es kann beispielsweise bei gewissen Pflanzen in Regenerationsvorgängen etwa eine Cambiumzelle eine neue Pflanze zu liefern imstande sein, eine Epidermiszelle aber nicht, obwohl die Kerne beider Zellen über die gleiche Chromosomenmenge zu verfügen haben. Ebenso sind doch zweifellos die Zellen des Gametophyten, etwa die Rhizoiden, Assimilations- und Keimzellen eines *Asplenium-Prothalliums*, oder Ei, Synergiden und Antipoden einer Phanerogame sehr wesentlich voneinander verschieden, wenn sie auch alle die gleiche (haploide) Chromosomenzahl in ihren Kernen führen. Aus alledem scheint sich mir der Schluß zu ergeben, daß über die spezifischen physiologischen und morphologischen Eigenschaften einer Zelle

nicht die Zahl der Chromosomen entscheidet, die in ihrem Kerne vorhanden ist, und man kann daher auch lediglich daraus, daß das diploide Ei und die somatischen Sporophytenzellen dieselbe Chromosomenzahl besitzen, nicht auf Gleichwertigkeit der beiden Zellkategorien schließen.

So führen also alle unsere Erwägungen zu dem Schlusse, daß kein Grund vorliegt, die diploide Keimzelle für gleichwertig einer beliebigen vegetativen Körperzelle zu halten. Es erhebt sich nun die Frage, ob es berechtigt ist, ihr Keimzellcharakter zuzuschreiben.

2. Kommt der diploiden Eizelle Keimzellcharakter zu?

Als selbstverständlich dürfte anzusehen sein, daß bei Organismen, bei denen die Keimzellen eine spezifische, von der der Körperzellen verschiedene Gestaltung haben, nur solchen Zellen die Keimzellnatur zugesprochen werden kann, die diese Form besitzen, also die charakteristische morphologische Ausbildung als Ei oder Spermatozoon haben. Daher wir denn auch die *Pseudomixis* von der *Amphimixis* zu unterscheiden haben. Diesen Anforderungen nun entsprechen die Eier und die Spermatozoen aller parthenogenetischen Pflanzen durchaus; sie haben durchaus typische Ei- oder Spermatozoenform, sind nur, den Regeln der Kernplasmarelation entsprechend, oft proportional größer. Speziell für die diploiden Farnspermatozoen ist überdies noch ausdrücklich festgestellt worden (Farmer und Digby 1907), daß nicht nur ihre Form, sondern auch ihr physiologisches Verhalten, ihre Schwimmfähigkeit und chemotaktische Empfindlichkeit durchaus normal sind, wie auch die diploiden Eier der apomiktischen Farne die chemotaktischen Reizstoffe ausscheiden. All das spricht sicherlich eher für, als gegen den Keimzellcharakter der fraglichen Elemente.

So bleibt als einziger äußerlich wahrnehmbarer Unterschied zwischen haploider und diploider Keimzelle die verschiedene Chromosomenzahl, und wir würden in der Tat der diploiden Keimzelle den Keimzellcharakter absprechen müssen, wenn das eigentliche Wesen der Keimzelle darin bestünde, daß ihrem Kern nur die haploide Chromosomenzahl zukommt. Das kann aber nicht der Fall sein, da sie den Besitz nur der haploiden Chromosomenzahl mit allen Zellen der normalen Gametophyten teilt, die deshalb, weil ihre Kerne die reduzierte Chromosomenzahl haben, ebensowenig zu Keimzellen werden, wie eine Keimzelle deswegen ihren Keimzellcharakter zu verlieren braucht, weil sie diploid ist. Was also für das Wesen der Keimzelle charakteristisch ist, das kann nicht die reduzierte Chromosomenzahl sein, sondern das müssen außer der äußeren morphologischen Ausgestaltung seine spezifischen physiologischen Eigenschaften sein. Man

kann, wie bereits früher (Winkler 1906, p. 239 ff.) ausgeführt wurde, die Summe dieser spezifischen Eigenschaften, durch die sich das Ei von allen anderen Körperzellen unterscheidet, kurz dahin zusammenfassen, daß man es als befruchtungsfähig und befruchtungsbedürftig bezeichnet. Wenn es sich nun nachweisen ließe, daß diese beiden wesentlichen physiologischen Keimzellbesonderheiten von der Chromosomenzahl abhängen derart, daß sie nur bei haploiden Eiern aufträten und dem Ei mit der unreducierten Chromosomenzahl abzusprechen wären, dann allerdings, aber auch erst dann wären wir berechtigt, diploidchromosomigen Zellen auch bei typisch keimzellenhafter äußerer Struktur den Keimzellcharakter abzuerkennen.

Nun haben aber offenbar weder Befruchtungsbedürftigkeit noch Befruchtungsfähigkeit direkt irgend etwas mit der Chromosomenzahl zu tun. Ehe wir aber diese Behauptung kurz zu begründen versuchen, wollen wir sehen, wie Strasburger seine gegenteilige Ansicht begründet.

Er führt zur Unterstützung seiner Annahme, daß diploide Eier weder befruchtungsbedürftig noch befruchtungsfähig seien, nur das Verhalten der parthenogenetischen Marsilien an, und meint (1907, p. 166), diese gäben eine „ziemlich bündige Antwort“ auf die strittige Frage. „Womit kann nämlich“, sagt er, „das apogame Ei einer *Marsilia* besser beweisen, daß es weder befruchtungsbedürftig noch befruchtungsfähig ist, als daß es den Spermatozoiden den Eintritt in das Archegonium unmöglich macht? Während ein die reducierte Chromosomenzahl führendes Ei die Kanalzellen zur Verquellung bringt, dadurch ein Öffnen des Archegoniumhalses bewirkt und dann chemotaktisch die Bewegungsrichtung der Spermatozoiden beeinflusst, fällt dieses alles bei dem diploiden Ei hinweg. Die Kanalzellen verquellen nicht, der Archegoniumhals öffnet sich nicht, eine Ausscheidung von Stoffen, welche die Spermatozoiden sonst anlocken, findet allem Anschein nach nicht statt. Die diploide Chromosomenzahl bedingt es also, daß im Ei das Befruchtungsbedürfnis sich nicht einstellt und damit auch der Reiz wegfällt, der die Tätigkeiten sonst auslöst, welche die Befruchtung vorbereiten. Also kommt doch wohl eine grundsätzliche Bedeutung an dieser Stelle der Tatsache zu, daß nicht die einfache, sondern die doppelte Chromosomenzahl im Kern vertreten ist.“

Aber gegen diese Argumentation läßt sich sehr viel einwenden.

Zunächst einmal sind inzwischen durch Farmer und Digby (1907) Farne bekannt geworden, bei denen ebenfalls somatische Parthenogenesis wie bei *Marsilia* vorliegt, so *Athyrium Filix-foemina* var. *clarissima* Bolton, bei denen also das Ei auch die diploide Chromosomenzahl im Kerne besitzt, bei denen aber trotzdem die Verquellung der Kanalzellen, die Öffnung des Archegoniumhalses, die

chemotaktische Anziehung der Spermatozoen durch vom Ei ausgeschiedene Stoffe und das Eindringen der männlichen Keimzellen in den Halskanal genau so wie bei normal amphimiktischen Formen vor sich geht. Das genügt zum Beweis, daß alle diese Erscheinungen mit der Chromosomenzahl des Eies nicht das Geringste zu tun haben, und wenn sie bei den parthenogenetischen Marsilien ausbleiben, so sagt das über die Befruchtungsbedürftigkeit und die Befruchtungsfähigkeit der Eier nichts aus.

Aber auch abgesehen von dieser ja erst später bekannt gewordenen Tatsache scheint mir die zitierte Argumentation Strasburger's durchaus nicht einwandfrei zu sein. Ebensogut könnte man nämlich etwa behaupten, kleistogame Blüten könnten nur durch den eigenen Pollen bestäubt werden, und dann argumentieren: wodurch kann die kleistogame Blüte besser beweisen, daß sie des fremden Pollens weder bedarf noch überhaupt durch ihn bestäubt werden kann, als dadurch, daß sie ihm den Eintritt in die Blüte unmöglich macht? Sie öffnet sich nicht, bleibt klein, kommt vielleicht überhaupt nicht über die Erde hervor, ihre Lockfarben bilden sich nicht aus, usw. Nun, hier wissen wir, daß die ganze Argumentation falsch ist, da wir leicht experimentell das Gegenteil beweisen können. Bei *Marsilia* geht das, wenigstens vorläufig, nicht; aber so wenig wie die ganze Beweiskette für die kleistogame Blüte bindend ist, so wenig ist sie das auch für *Marsilia*.

Jedenfalls sind solche Argumentationen wie die zitierte Strasburger'sche nicht imstande, den Beweiswert derjenigen Tatsachen zu erschüttern, die sich dafür anführen lassen, daß auch diploide Eier noch befruchtungsbedürftig und befruchtungsfähig sein können, daß mit anderen Worten der Besitz der diploiden Chromosomenzahl an sich ihnen weder ohne weiteres die Entwicklungsfähigkeit verleiht, noch die Befruchtungsmöglichkeit nimmt. Wir können zum Beweise dessen auf früher Gesagtes (Winkler 1906, p. 239 ff.) verweisen, das hier nur kurz rekapituliert sei.

Was zunächst die Befruchtungsbedürftigkeit anbelangt, so spricht sie sich darin aus, daß das Ei nur dann seine Entwicklung beginnen kann, wenn es vorher mit einer anderen Keimzelle verschmolzen ist, wobei eine Verdoppelung der Chromosomenzahl stattfindet, ohne übrigens das einzige Phänomen zu sein. Wenn es nun diese Verdoppelung der Chromosomenzahl wäre, die dem Ei die ihm bisher mangelnde Entwicklungsfähigkeit verleihe, dann könnte man allerdings schließen, daß einer der beiden wesentlichen Eicharaktere, die Befruchtungsbedürftigkeit, mit dem Besitze nur der haploiden Chromosomenzahl zusammenhinge, und daß dieser Charakter der Zelle fehle, die bei somatisch parthenogenetischen Organismen den Embryo liefert. So erklärt denn auch Overton (1904, p. 281) ausdrücklich

bei *Thalictrum purpurascens* die Befruchtung für „überflüssig“, weil infolge der unterbliebenen Reduktionsteilung im Ei die somatische Chromosomenzahl vorhanden sei, nimmt also an, daß der Besitz der letzteren allein schon dem Ei die Entwicklungsfähigkeit garantiere.

Demgegenüber ist aber darauf hinzuweisen, daß zwischen dem Besitze der einfachen oder doppelten Chromosomenzahl einer Zelle und ihrer Fähigkeit oder Unfähigkeit zur Entwicklung keinerlei direkte kausale Beziehungen bestehen oder zu bestehen brauchen. Denn es befähigt weder der Besitz der somatischen Chromosomenzahl an sich zur Entwicklung, noch ist andererseits das Vorhandensein nur der haploiden Zahl notwendig mit Unfähigkeit zur Entwicklung verknüpft. Ersteres erhellt aus der Tatsache, daß zahllose Zellen des Somas, trotzdem ihre Kerne mit der Vollzahl von Chromosomen ausgerüstet sind, doch durchaus entwicklungsunfähig sind (falls nicht besondere Reizanlässe dazukommen). Letzteres geht aus der Teilungs- und Regenerationsfähigkeit der Zellen in den Gametophyten von Moosen, Farnen usw. hervor, sowie aus der Möglichkeit der generativen Apogamie und Parthenogenese und der Merogonie. Für all das sind i. e. zahlreiche Beispiele beigebracht worden. Hier sei nur noch hinzugefügt, daß sich die dort (p. 242) ausgesprochene Vermutung, daß auch aus Zellen mit reduciertem Kerne Sporophyten hervorgehen könnten, deren Zellen durchaus die haploide Chromosomenzahl bei völlig normaler Gestaltung des ganzen Organismus beibehielten, inzwischen durch die Entdeckungen von Farmer und Digby und von Yamanouchi (vgl. p. 360) bestätigt hat.

Aus alledem erhellt, daß die Chromosomenzahl an sich mit der Teilungs- und Entwicklungsfähigkeit direkt nichts zu tun hat, vorausgesetzt natürlich, daß mindestens die haploide Chromosomenzahl vorhanden ist. Man kann also nicht vom Besitz der somatischen Chromosomenzahl ohne weiteres auf Vorhandensein der Entwicklungsfähigkeit schließen, daher auch zwischen dem Ei mit diploider und dem mit haploider Chromosomenzahl hinsichtlich ihres Befruchtungsbedürfnisses lediglich auf Grund der verschiedenen Chromosomenzahlen keinen wesentlichen Unterschied konstruieren. Mit anderen Worten, wenn das Ei der somatisch parthenogenetischen Organismen sich als entwicklungsfähig erweist, so kann der Umstand, daß sein Kern mit der diploiden Chromosomenzahl ausgestattet wurde, nicht das Moment sein, dem diese Entwicklungsfähigkeit zu verdanken ist, sondern es muß durch irgendeinen anderen Faktor bewirkt werden. Damit aber befindet sich das diploide Ei in derselben Lage wie das haploide, nur das bei ihm die mangelnde Entwicklungsfähigkeit nicht durch die Befruchtung, sondern durch einen anderen Faktor hergestellt wird. Daß dieser Faktor aber nicht die Diploidchromosomigkeit sein kann, ergeben unsere Erörterungen, und damit fällt einer der Hauptgründe

weg, wegen deren man das diploide Ei nur als eiähnliche, vegetative Zelle ansehen könnte.

Ähnlich verhält es sich mit der Befruchtungsfähigkeit. Hier lautet die Frage: sind wir berechtigt, dem diploiden Ei auf Grund der Tatsache, daß es die unreducierte Chromosomenzahl hat, die Befruchtungsfähigkeit abzusprechen, und ist sexuelle Kernverschmelzung nur zwischen haploiden Kernen möglich? Das ist eine Frage, über die in jedem einzelnen Falle sicheren Entscheid natürlich nur das Experiment erbringen kann. Vielleicht sind die diploiden Spermatozoen somatisch apogamer Farne und die diploiden Eier apospor entstandener Moose oder somatisch parthenogenetischer Farne ein dafür geeignetes Versuchsmaterial: unsere Frage wäre beantwortet, wenn es sich etwa bei Bastardierungsversuchen herausstellte, daß die Spermatozoen von *Athyrium filix-foemina* var. *clarissima* Jones befruchtungsfähig wären.

Solange solche Versuche, die, falls sie negativ verliefen, übrigens nur mit großer Vorsicht zu verwenden wären, nicht vorliegen, sind wir auf theoretische Erwägungen und gelegentliche Beobachtungen angewiesen, wie solche früher gegeben wurden (Winkler 1906, p. 245 ff.). Aus ihnen geht hervor, daß es nicht gerechtfertigt ist, dem diploiden Ei lediglich deswegen, weil es die somatische Chromosomenzahl besitzt, die Befruchtungsfähigkeit abzusprechen, es also dem haploiden Ei als wesensverschieden gegenüberzustellen.

Wenn nun so unsere bisherigen Überlegungen zu der Auffassung führen, daß die diploide Eizelle keineswegs einer beliebigen Körperzelle gleichwertig ist, und daß keine Gründe vorliegen, ihr den Charakter einer Keimzelle abzuerkennen, so soll damit nun nicht etwa behauptet werden, daß haploide und diploide Keimzellen ihrerseits vollkommen identisch und gleichwertig wären. Das sind sie sicherlich nicht, weswegen wir ja auch generative und somatische Parthenogenesis voneinander zu unterscheiden haben. Es kam uns nur darauf an, zu zeigen, daß die Eizelle, auch wenn ihr Kern die diploide Chromosomenzahl besitzt, doch eine Zelle sui generis bleibt, die sich nach Form, Entwicklungsgeschichte und physiologischem Charakter von allen anderen Zellen wesentlich unterscheidet. Wenn daher aus ihr sich spontan ein Embryo entwickelt, so ist das ebenfalls ein Vorgang sui generis, der viel Gemeinsames mit der Entwicklung der unbefruchteten haploiden Eizelle zum Embryo hat, sehr viel weniger Gemeinsames aber mit der Entstehung von Keimen aus vegetativen Zellen des Gametophyten oder gar des Sporophyten, also mit der Apogamie und der vegetativen Propagation. Es bleibt daher gerechtfertigt, die spontane Embryogenese aus dem diploiden Ei als soma-

tische Parthenogenesis von der Keimbildung aus vegetativen Gametophytenzellen als der Apogamie und der Knospenbildung aus Sporophytenzellen als der Propagation zu unterscheiden.

Siebentes Kapitel.

Die Beziehungen zwischen Apomixis und Generationswechsel.

Die Beziehungen zwischen den verschiedenen Arten der Apomixis und dem Generationswechsel erfordern eine spezielle Darlegung, da sie ziemlich komplizierter Natur sind, und eine Übereinstimmung unter den Forschern, die sich überhaupt darüber geäußert haben, nicht besteht.

Am einfachsten liegen die Dinge bei der vegetativen Propagation. Durch sie entstehen ja aus vegetativen Gametophytenzellen immer wieder neue Gametophyten oder aus vegetativen Sporophytenzellen neue Sporophyten. Dabei wird zwar das ungleichnamige Stadium ausgeschaltet, aber nur faktisch, nicht auch theoretisch, da es unter entsprechenden Bedingungen jederzeit wieder auftreten kann. Das gilt auch für Pflanzen, deren Sporophyt sich jahrtausendlang immer nur auf propagativem Wege erhält, wie das z. B. bei der kultivierten Banane der Fall ist. Immer handelt es sich dabei um eine Existenzverlängerung der haploiden oder der diploiden Entwicklungsphase, durch die aber wenigstens theoretisch das eventuelle Eintreten der anderen nicht unmöglich gemacht, der Generationswechsel also nicht ausgeschaltet wird.

Anders ist es, wenigstens nach der Ansicht mancher Autoren, bei Parthenogenesis und Apogamie.

So meint Strasburger (1904, p. 160; vgl. auch 1905, p. 57 und die 8. Aufl. des Bonner Lehrbuchs, p. 141), daß bei der somatischen Parthenogenesis der Generationswechsel einfach ausgeschaltet würde; denn die mit diploidchromosomigen Kernen versehenen Embryosäcke könnten „nicht als Anfang einer neuen Generation, als Makrosporen, gelten, vielmehr sind sie Gewebszellen ihres Elters“.

Eine weitere Beziehung zwischen Parthenogenesis und Generationswechsel findet er (Strasburger 1906, p. 2) darin, daß das Nichtvorhandensein des Generationswechsels bei manchen Organismen den Eintritt der Parthenogenesis erleichtere: „Das Fehlen einer diploiden Generation bei Chlorophyceen, Phaeosporeen erklärt es auch,

warum Parthenogenesis bei ihnen so leicht sich einstellen kann. Die Gameten, beziehungsweise Eier, verfügen über die für die haploide, noch allein vorhandene Generation notwendige Chromosomenzahl. Es braucht somit aus ihrer Keimung nur die Reduktionsteilung ausgeschaltet zu werden, damit der Keimling über die ihm zukommende Chromosomenzahl verfüge“. Und ebenso (1907, p. 167): „Bei jenen niederen pflanzlichen Organismen, welche zwar schon geschlechtlich differenziert sind, die aber aus dem Befruchtungsprodukt noch nicht eine besondere Generation ausgestaltet haben, die vielmehr die Keimung der Zygote gleich mit einem Reduktionsvorgang einleiten, ist demgemäß Parthenogenesis sehr leicht. Ein Ulothrix- oder Spirogyragamet enthält dieselbe Chromosomenzahl wie der Ulothrix- oder Spirogyrafaden; wenn also die Befruchtung unterbleibt, braucht nur die Reduktionsteilung ausgeschaltet zu werden, für die Bedürfnisse der einzigen, die Pflanze repräsentierenden haploiden Generation ist unter allen Umständen gesorgt.“

Die gleiche Ansicht hat übrigens schon vorher Davis (1905, p. 562) ausgesprochen: „There are two types of parthenogenesis in plants: (1) that in the thallophytes where there is no sporophytic generation, and (2) that in higher forms when the life history is complicated by an alternation of generations. We know nothing of the cytological conditions in the first group including such types as *Chara crinita*, *Cutleria*, some species of *Spirogyra* and *Zygnema* and numbers of the lower Chlorophyceae und Phaeophyceae whose motile gametes will germinate like zoospores should they fail to conjugate with one another. But since there is no reason to suppose that there are reduction phenomena at gametogenesis, the unfertilized gamete is fully prepared with respect to the number of chromosomes to continue the parent stock.“

Die Fragen also, die wir in diesem Kapitel zu behandeln haben, lauten: 1. Wird durch die Parthenogenesis und Apogamie der Generationswechsel ausgeschaltet? und 2. Ist bei den erwähnten Tallophyten der Eintritt der Parthenogenesis dadurch erleichtert, daß bei ihnen kein Generationswechsel vorhanden ist?

Um zunächst auf die zweite Frage einzugehen, so ist sie unseres Erachtens unbedingt zu verneinen. Denn was zunächst Strasburger's Meinung anbelangt, die Chlorophyceen und Phaeosporeen seien hinsichtlich der Leichtigkeit, mit der bei ihnen Parthenogenesis auftreten könne, vor den höheren Gewächsen insofern bevorzugt, als „bei ihrer Keimung nur die Reduktionsteilung ausgeschaltet zu werden braucht, damit der Keimling über die ihm zukommende Chromosomenzahl verfüge“, so ist dazu zu bemerken, daß ja für die höheren Pflanzen das gleiche gilt: auch bei der Keimung ihrer Makrospore braucht ja nur die Reduktionsteilung ausgeschaltet zu werden, und

der Keimling erhält die ihm zukommende, in diesem Falle diploide Chromosomenzahl.

Zweitens aber und vor allem können wir der Ansicht nicht beipflichten, daß bei diesen Organismen kein Generationswechsel vorläge. Unseres Erachtens muß man vielmehr auch im Entwicklungsgange von *Spirogyra* und sich analog verhaltenden Thallophyten einen Generationswechsel erblicken, so daß beim Eintritt von Parthenogenesis auch hier die eine Generation, nämlich der Sporophyt, die Zygote, mit der für die andere charakteristischen Chromosomenzahl durchgemacht werden, also für die Einführung der Apomixis prinzipiell dieselbe Schwierigkeit vorliegen muß, wie bei den höheren Pflanzen.

Die Ansicht, daß auch Organismen wie *Spirogyra* einen regelrechten Generationswechsel haben, ist nun ausführlicher zu begründen. Es erscheint das um so mehr geboten, als die Ansichten der verschiedenen Forscher über das Wesen und das Vorhandensein oder Fehlen des Generationswechsels bei dieser oder jener Organismengruppe merkwürdig verschieden und unbestimmt sind. So ist z. B. Wettstein (1903, p. 6 u. a. a. O.) der Ansicht, daß bei den Angiospermen kein Generationswechsel vorhanden ist, da die geschlechtliche Generation bei ihnen vollständig ausgefallen ist, während nach Engler (1904, p. 71) bei ihnen der Generationswechsel zwar „in der Samenbildung verdeckt“, aber doch noch da ist. Hinsichtlich der Archegoniaten herrscht natürlich Übereinstimmung, nicht aber für alle Abteilungen der Thallophyten. Daß Davis und Strasburger vielen Chlorophyceen und Phaeosporeen den Generationswechsel absprechen, wurde bereits erwähnt. Auch Oltmanns (1905, p. 269) bemerkt: „Bei zahlreichen Formen ist ein Generationswechsel in dem erwähnten Sinne [geschlechtliche und ungeschlechtliche Generation müssen miteinander abwechseln, wenn alle Gestalten zur Geltung kommen sollen, die in den Entwicklungsgang jener Pflanzen hineingehören] einfach nicht vorhanden. Bei sämtlichen Fucaceen, zahlreichen Siphoneen, wie *Dasycladus*, *Acetabularia*, *Codium*, *Bryopsis*, kennen wir nur Sexualpflanzen. Das befruchtete Ei eines Gametophyten liefert sofort wieder einen solchen und nichts anderes.“ Andere aber, wie Lotsy (1905, 1907) und Chamberlain neigen dazu, auch hier einen Generationswechsel anzunehmen.

Unseres Erachtens ist aber eine einheitliche Auffassung des Generationswechsels nur dann möglich, wenn man in ihm eine notwendige Folge der Einführung der Sexualität erblickt, und demgemäß annimmt, daß er überall da vorhanden sein muß, wo geschlechtliche Fortpflanzung da ist. Eine ausführliche Begründung dieser Ansicht kann hier natürlich nicht gegeben werden und soll an anderer Stelle unter eingehender Berücksichtigung der einschlägigen Literatur er-

folgen; nur kurz sei angedeutet, in welchem Sinne wir die Entstehung und Verbreitung des Generationswechsels verstanden wissen möchten.

Daß die haploide Generation die phylogenetisch ältere ist, läßt sich nicht bezweifeln (vgl. bes. Lotsy 1905); als die erste Verschmelzung zweier haploider Zellen eintrat, war in dem Verschmelzungsprodukt die erste diploide Zelle gegeben. Sie war doppelt so groß resp. massig als die haploiden Zellen, da sie eben aus zwei solchen entstanden war, und besaß auch die doppelte Kernmasse und die doppelte Chromosomenzahl: noch jetzt spiegelt sich in der Kernplasmarelation diese Entstehung der ersten diploiden Zelle wieder. Wenn sie sich nun weiterentwickelte und dabei genau so gestaltete wie die haploide Generation, dann mußte sie wieder Gameten liefern, aus deren Verschmelzung tetraploide Zellen hervorgehen mußten. Diese nun waren offenbar nicht gut erhaltungsfähig, vielleicht weil sie wegen der notwendigen Kernplasmarelation zu groß wurden; möglich aber auch, daß ursprünglich mehrmals solche Steigerungen der Kernmasse und Chromosomenzahl durch Verschmelzung diploider, tetraploider usw. Zellen stattfanden, um dann ein Ende zu finden, wenn die für die Species günstigste Zellgröße erreicht war. Dann war also eine weitere Bildung von Gameten nicht mehr möglich, da damit eine Steigerung der Chromosomenzahl über das zulässige oder wenigstens das optimale Maß hinaus verbunden gewesen wäre, es mußten wieder nur ungeschlechtliche Sporen gebildet werden, und so wurde die diploide Generation zum Sporophyten.

Die Sporen, die an ihm entstanden, mögen wohl zuerst diploid gewesen sein, einfach ungeschlechtlich gewordene Gameten, und so wäre die haploide Generation und mit ihr die Sexualität auf die Dauer verschwunden, wenn nicht bei der Sporenbildung das Bestreben, möglichst zahlreiche Sporen zu erzeugen, verbunden mit dem möglichsten Materialersparnis dazu geführt hätte, daß Sporen mit haploiden Kernen gebildet wurden, deren natürlich mit derselben Kernmasse die doppelte Anzahl gebildet werden konnte. So stabilisierte sich allmählich der Wechsel zwischen den beiden Generationen, wobei der diploiden die Aufgabe zufiel, durch Erzeugung möglichst zahlreicher Sporen für möglichst große Verbreitung der Art zu sorgen, der haploiden die, durch Erzeugung von Gameten der Art die Vorteile der Amphimixis zugänglich zu erhalten, die im Anfang vielleicht nur darin bestanden, daß durch sie immer wieder die optimale Chromosomenzahl und damit die optimale Zellgröße erreicht wurde.

Die diploide Generation konnte ihre Aufgabe, möglichst viel Sporen zu liefern, natürlich um so besser erfüllen, je kräftiger entwickelt sie war, daher sie auch im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung auf Kosten der haploiden Generation bevorzugt wurde, zumal sie ja auch in dem Besitze der Chromosomenzahl war, die sich

nach den ersten Kopulationsvorgängen als die für die Art optimale erwiesen hatte. Wo, wie bei den Moosen, noch die haploide Generation dominiert, da tritt die diploide mit ihr in so innige Verbindung, daß beide eine ernährungsphysiologische Einheit bilden, und die diploide Generation imstande ist, auch ohne selbst vegetativ besonders kräftig ausgebildet zu sein, eine sehr große Anzahl von Sporen zu liefern. Sowie sie aber selbständig wurde, mußte sie leistungsfähiger ausgebildet werden, und dieser mit den Farnen definitiv einsetzende Prozeß führte denn auch zu einer immer weitergehenden Ausgestaltung der diploiden und einer immer weiter fortschreitenden Rückbildung der haploiden Generation. Das letztere ist wohl folgendermaßen zu verstehen: mit der Ausbildung möglichst zahlreicher Vermehrungszellen, Sporen, war die optimale Entwicklung der Art noch nicht garantiert; es mußten auch noch jedem der aus je einer Spore hervorgehenden Pflänzchen die Vorteile der Amphimixis zugänglich gemacht werden. Mit je weniger Materialaufwand das geschehen konnte, um so besser für die Art. Und so finden wir denn auch, daß schon bei den Farnen — die eben infolge der Einhaltung dieses Prinzipes der Ausgangspunkt für die Entwicklung der höheren Pflanzen werden konnten — der Gametophyt klein bleibt: er ist nur der Träger der gametenbildenden Organe. Der ideale Fall, über den hinaus eine Weiterentwicklung nicht mehr denkbar ist, ist natürlich der, daß die Sporen selbst direkt zu Gameten werden, und er ist ja auch in der Tat bei den Tieren und manchen Pflanzen erreicht.

Nach dieser Anschauung, die hier, wie gesagt, nur ganz flüchtig skizziert und nicht ausführlich begründet werden konnte, muß demnach überall, wo geschlechtliche Fortpflanzung vorkommt, auch ein Generationswechsel realisiert sein, wobei immer die haploide Generation die geschlechtliche, die diploide die ungeschlechtliche sein muß. Und daß das auch wirklich der Fall ist, muß man unseres Erachtens zugeben, ganz gleichgültig ob man die eben entwickelten Ansichten über Ursprung und Bedeutung des Generationswechsels teilt oder verwirft.

Strasburger stützt sich bei der Annahme, daß bei Chlorophyceen und Phaeosporeen keine diploide Generation vorhanden sei, in der Hauptsache auf die Untersuchungen von Allen (1905) über die Keimung der Zygote von *Coleochaete*, die mit einer Reduktionsteilung beginnt, so daß hier in der Tat die Zygote die einzige diploid-chromosomige Zelle im ganzen Entwicklungszyklus ist, und meint, es sei auf Grund dieser Feststellung wohl zulässig, anzunehmen, daß auch bei den Phaeosporeen und anderen Chlorophyceen die Keimung mit einer Reduktionsteilung einsetze.

Wenn man nun wohl auch diese letztere Schlußfolgerung zugeben wird, so ist doch, was die sich daran anschließende Vorstellung vom

Fehlen eines Generationswechsels bei diesen Organismen anbelangt, daran zu erinnern, daß die befruchtete Eizelle überall, wo ein nicht zu bezweifelnder Generationswechsel vorhanden ist, die erste Zelle des Sporophyten ist. Und sie bleibt das doch auch dann, wenn sie die einzige Zelle des Sporophyten bleibt. Der Sporophyt ist in allen diesen Fällen durchaus nicht etwa gar nicht vorhanden, sondern nur auf eine einzige Zelle reduziert, eben die Zygote. Sie ist auch bei solchen Organismen wie *Spirogyra* (Tröndle 1907) infolge der Verschmelzung der beiden Gametenkerne diploidchromosomig, und stellt daher so lange den Sporophyten dar, bis mit der Beendigung der Reduktionsteilung wieder die ersten haploidchromosomigen Zellen des Gametophyten vorhanden sind. Es gehört zum Wesen des Gametophyten, daß in ihm eine Reduktionsteilung unmöglich ist; eine solche kann nur im Sporophyten vor sich gehen, und wenn daher im Entwicklungsgange eines Organismus auch nur eine einzige Zelle da ist, innerhalb deren sich eine Reduktionsteilung abspielt, so ist diese als Sporophytenzelle anzusehen. Ich pflichte daher Wort für Wort Chamberlain bei, wenn er bei Besprechung der erwähnten Allenschen Arbeit (Botan. Gazette, Bd. 40. 1905, p. 388) sagt: „The statement that there is no generation which could be called a sporophyte, seems to the reviewer to be a serious mistake. *Riccia* has a sporophyte just as has *Sequoia*, the extent of its development being unessential as far as the logical presence of a sporophyte is concerned. The sporophyte generation in lower plants as well as in higher begins with the fertilized egg. Whether the egg then divides once, twice, or a million times, or not at all, neither strengthens nor weakens its title to the term sporophyte. It seems to us that there is an important difference between extreme reduction and complete elimination.“

Es ist nur eine Konsequenz unserer Auffassungsweise, wenn wir nicht nur den erwähnten Chlorophyceen und Phaeosporeen, sondern auch den höheren Pflanzen und Tieren einen typischen Generationswechsel zuschreiben. Auch den letzteren ist er ja gewöhnlich abgesprochen worden. Für uns aber ist er wie für Chamberlain (1905) auch hier vorhanden, nur ist, wie bei *Coleochaete* und sich ähnlich verhaltenden Pflanzen der Sporophyt auf eine einzige Zelle reduziert war, so bei den Tieren die haploide Generation nur einzellig. Produkte der Reduktionsteilung sind bei den Tieren wie bei den Pflanzen die Sporen, und zwar Mikrosporen im männlichen und Makrosporen im weiblichen Geschlecht. Hier wie dort ergibt die Keimung der Makrosporen den weiblichen, die der Mikrosporen den männlichen Gametophyten, oder, wie wir hier wohl besser sagen, die weibliche resp. männliche haploide Generation. Während aber selbst bei den höchststehenden Pflanzen fast immer die vegetativen Teile

des Gametophyten wenigstens noch in Gestalt einer oder einiger weniger Prothalliumzellen vorhanden sind, wandelt sich bei den Tieren der gesamte Inhalt der Makrospore zum Ei, der der Mikrospore zum Spermatozoon um. Beide stellen die haploide Generation dar, und ihre Kopulation ergibt wieder die erste Zelle der diploiden Generation, das befruchtete Ei.

Wenn nun, um wieder auf die Frage zurückzukommen, die als Ausgangspunkt unserer Erörterungen diente, auch bei denjenigen Organismen, bei denen die diploide Generation nur einzellig ist, ein regelrechter Generationswechsel vorhanden ist, dann kann man natürlich nicht behaupten, daß bei ihnen die Parthenogenese infolge des Mangels eines Generationswechsels erleichtert sei. Auch bei *Spirogyra* und den sich ähnlich verhaltenden Thallophyten muß beim Eintritt von Parthenogenese die eine Generation, nämlich der Sporophyt, die Zygote, mit der für die andere Generation charakteristischen haploiden Chromosomenzahl durchgemacht werden, und es müssen daher, da das Zygotenstadium ebenso notwendig in den kompletten Entwicklungsgang der *Spirogyra* hineingehört wie das Sporogonstadium in das der Moose, prinzipiell hier für den Eintritt der Parthenogenese dieselben Schwierigkeiten vorliegen, wie bei den höheren Pflanzen. Der einzige Unterschied ist der, daß bei den letzteren der Gametophyt, bei den ersteren der Sporophyt die ungewohnte Chromosomenzahl erhält. Und daß der Umstand, daß bei *Ulothrix*, *Spirogyra* usw. die Gamete die gleiche Chromosomenzahl besitzt wie der Thallus, noch nicht genügt, ihr eine besonders große Neigung zu parthenogenetischer Entwicklung zu verleihen, erhellt daraus, daß es ja doch im allgemeinen noch eines ganz besonderen Anstoßes, ganz besonderer äußerer Bedingungen bedarf, um der an sich befruchtungsbedürftigen Gamete die Entwicklungsfähigkeit zu geben. —

Mit den voranstehenden Erwägungen ist zum Teil auch schon die zweite Frage beantwortet, mit der wir uns in diesem Kapitel zu beschäftigen haben, die nämlich, ob der an sich vorhandene Generationswechsel durch die Parthenogenese oder Apogamie ausgeschaltet wird. Wir müssen diese Frage entschieden verneinen. Weder durch Parthenogenese noch durch Apogamie wird der Generationswechsel — dessen ursprüngliches Vorhandensein bei allen apomiktischen Organismen vorausgesetzt werden muß, da sie von solchen mit geschlechtlicher Fortpflanzung und also auch mit Generationswechsel abstammen — beseitigt, sondern beide Generationen bleiben auch bei parthenogenetischen und apogamen Pflanzen und Tieren vorhanden. Nur besteht allerdings ein wichtiger Unterschied zwischen den sexuellen Organismen einerseits und den parthenogenetischen oder apogamen andererseits insofern, als bei den ersteren der Gametophyt stets die haploide, der Sporophyt die diploide Chromosomenzahl führen, während

bei den letzteren beide Generationen gleicherweise entweder die eine oder die andere Chromosomenzahl haben.

Die Ansicht, daß durch Parthenogenesis und Apogamie der Generationswechsel aufgehoben werde, wäre demnach offenbar nur dann gerechtfertigt, wenn man in dem periodischen Wechsel der Chromosomenzahl das Wesen des Generationswechsels erblicken müßte und einen Gametophyten, der Kerne mit der diploiden Chromosomenzahl besitzt, nicht mehr für einen Gametophyten, sondern nur für einen gametophytenartig gestalteten Sporophyten ansehen dürfte. Es ist also ganz ähnlich wie bei dem diploiden Ei: wie dieses nach Strasburger wegen seiner diploiden Chromosomenzahl keinen Anspruch auf die Bezeichnung Ei mehr hat, so sollen auch der Gametophyt kein Gametophyt und der Sporophyt kein Sporophyt mehr sein, wenn sie je die für den anderen charakteristische Chromosomenzahl aufweisen. Auch hier müssen wir darin wieder eine Überschätzung der Bedeutung sehen, die der Chromosomenzahl zukommt.

Selbstverständlich liegt es uns völlig fern, die große Bedeutung der vor allem von Strasburger (1894) betonten Tatsache zu leugnen, daß beim normalen Generationswechsel ein periodischer Wechsel der Chromosomenzahl vorkommt derart, daß der Gametophyt stets die haploide, der Sporophyt die diploide Zahl erhält. Nur sind unseres Erachtens diese Differenzen in der Chromosomenzahl weder die einzigen noch die wichtigsten Unterschiede der beiden Generationen. Wenn ein Sporophyt durchaus typisch gestaltet ist und Sporangien trägt, wie das nach Yamanouchi (1907) bei *Nephrodium molle* der Fall zu sein scheint, so ist es gewiß gezwungen, ihn deshalb, weil seine Kerne mit der haploiden Chromosomenzahl ausgestattet sind, für einen Gametophyten zu halten; und wenn ein Prothallium wie das der somatisch apogamen Farne bei völlig normaler äußerer Gestaltung Archegonien und Antheridien mit typischen Spermatozoen zur Ausbildung bringt, so ist es gewiß natürlicher, es auch beim Vorhandensein der diploiden Chromosomenzahl in seinen Kernen für einen Gametophyten als für einen Sporophyten zu halten.

Strasburger (1907, p. 139) bemerkt denn auch in seiner letzten Arbeit, der Fall von *Marsilia Drummondii*, die auch diploidechromosomige Kerne im Prothallium führt, lehre, „daß das zweimalige Vorhandensein eines jeden Chromosoms den Kern nicht an der Auslösung der spezifischen Merkmale der haploiden Generation hindert.“ Freilich fährt er dann fort: „Anders in der diploiden Generation, wo das doppelte Vorhandensein der Chromosomen, zum mindesten für Pflanzen, so weit als die Erfahrungen reichen, Bedingung der Entwicklungsmöglichkeit ist. Da die halbe Chromosomenzahl, wie sie jede Geschlechtszelle führt, die Gesamtheit der Speziesmerkmale umfaßt, so handelt es sich in der auf die Doppelzahl eingerichteten

Generation gleichsam nur um eine Verstärkung der Wirkung. Wäre diese nicht notwendig, so ließen sich kaum alle die apogamen Einrichtungen begreifen, die dahin gehen, der diploiden Generation der Pflanzen bei Ausschaltung der Befruchtung die Doppelzahl der Chromosomen zu beschaffen.“

Inzwischen sind nun aber doch mehrere Fälle konstatiert worden, aus denen hervorgeht, daß auch Sporophyten bei durchaus normaler Ausbildung haploidchromosomige Kerne besitzen können: so bei *Nephrodium molle*, *Lastrea pseudo-mas* var. *cristata apospora*, übrigens auch *Spirogyra* usw. In diesem Zusammenhange sei auch noch einmal an die eigentümliche von Meves (1907) gefundene Tatsache erinnert, daß bei der Honigbiene das Männchen haploidchromosomige, das Weibchen diploidchromosomige Kerne hat. Strasburger wird also wohl selbst die Auffassung jetzt nicht mehr aufrecht erhalten, daß zur Entfaltung der Sporophytenmerkmale die diploide Chromosomenzahl notwendig sei. (Daß sie vorteilhaft sein kann, ist natürlich zuzugeben).

Bei dieser Lage der Dinge neigen denn auch die meisten beteiligten Forscher dazu, die Beziehungen zwischen dem Generationswechsel und der periodischen Reduktion der Chromosomenzahl nicht mehr als so fest und unlösbar anzusehen, als man das früher allgemein tat. So sagt Yamanouchi (1907, p. 146): „It must be admitted that in the case of apogamy at least the number of chromosomes is not the only factor which determines the character of the sporophyte and gametophyte.“ Auch Farmer und Digby (1907, p. 197) schließen ihre theoretischen Erörterungen mit dem Satze: „The general conclusion to be drawn from this discussion, on the relation between the periodic reduction in the number of the chromosomes and the alternation of generations, is that no necessary correlation exists between the two phenomena.“ Sie ziehen diesen Schluß vor allem auf Grund dessen, daß „it seems now certain that any cell the nucleus of which is provided with the requisite chromosomes, whether these are in single or duplicate number, is at least potentially endowed with the capacity of forming the starting-point of the entire life-history, in so far as the grosser morphological characters are concerned“ (l. c., p. 196). Und endlich spricht auch Goebel (1907, p. 135) Ähnliches aus anläßlich seiner Regenerationsversuche mit den Keimblättern von Farnsporophyten, die Prothallien regenerierten. Er sagt: „Endlich zeigen die angeführten Tatsachen, daß zwischen den zwei „Generationen“ der Farne kein scharfer Unterschied vorhanden ist. Man hat einen solchen neuerdings in der Chromosomenzahl finden wollen und gewiß ist die Tatsache sehr wichtig, daß das Prothallium gewöhnlich die x- oder haploide, der Sporophyt die 2x- oder diploide Generation darstellt. Indessen zeigen die neueren Beobachtungen von

Strasburger und Farmer, daß es auch Prothallien mit nicht reduzierter Chromosomenzahl geben kann, daß also die Formverschiedenheiten zwischen beiden Generationen jedenfalls mit der Chromosomenzahl nicht zusammenhängen.“

Die Frage, worin denn nun, wenn der periodische Wechsel der Chromosomenzahl nicht das Wesentliche am Generationswechsel ist, dieses eigentlich bestehe, können wir hier natürlich nicht erörtern; es sei auf die früher (Winkler 1906, p. 261ff.; vgl. auch oben p. 410ff.) gegebenen Andeutungen verwiesen.

Nach alledem muß also auch ein diploides Prothallium, wie es bei den somatisch apogamen und parthenogenetischen Farnen und Phanerogamen vorkommt, trotz des Besitzes diploidchromosomiger Kerne als Gametophyt angesehen werden. Und ebenso sind die haploiden Sporophyten der generativ apogamen und parthenogenetischen Gewächse Sporophyten, wenn ihre Kerne auch mit der für den Gametophyten charakteristischen Chromosomenzahl ausgerüstet sind. Wenn dem aber so ist, dann wird also auch durch Parthenogenesis und Apogamie der Generationswechsel nicht ausgeschaltet, er wird vielmehr trotz der konstant bleibenden Chromosomenzahl beibehalten. Nur wird er nicht unwesentlich modifiziert. Denn es unterscheidet sich ja der ganze Entwicklungszyklus der parthenogenetischen oder apogamen Organismen von dem sexuell gebliebener gerade dadurch, daß die eine Phase des Generationswechsels mit der für die andere typischen Chromosomenzahl durchgemacht wird. Sporophyt wie Gametophyt besitzen also die diploide, für den Sporophyten charakteristische Chromosomenzahl, wenn somatische Parthenogenesis oder Apogamie vorliegt; beide sind dagegen haploidchromosomig, wenn es sich um generative Parthenogenesis oder Apogamie handelt. Das gilt auch für die Tiere. So wird bei der experimentellen Parthenogenesis der Seeigel die haploide, bei den zahlreichen Tieren, bei denen die Ausbildung des zweiten Richtungskörperchens unterbleibt, die diploide Chromosomenzahl beibehalten.

Als ausgeschlossen kann es übrigens nicht bezeichnet werden, daß auch bei Pflanzen, wie das für manche Tiere bekannt ist, eine nachträgliche Regulierung der Chromosomenzahl vorkommt, also eine Reducierung bei somatischer, eine regenerative Verdoppelung der Chromosomenzahl bei generativer Parthenogenesis oder Apogamie. Bisher sind aber solche Fälle noch nicht gefunden worden; doch gehört in gewissem Sinne die *Pseudomixis* hierher.

Achstes Kapitel.

Ursache und Auslösung von Parthenogenesis und Apogamie.

Die wichtige Frage, wodurch in jedem einzelnen Falle Parthenogenesis oder Apogamie veranlaßt werden, ist noch weit davon entfernt, auch nur einigermaßen exakt beantwortet werden zu können. Aus den Erörterungen des sechsten Kapitels geht jedenfalls so viel hervor, daß der Eintritt oder Nichteintritt parthenogenetischer oder apogamer Entwicklung nichts direkt zu tun hat, mit der Chromosomenzahl in den Kernen der Zellen, die als Ausgangspunkt der Entwicklung dienen.

Offenbar müssen wir bei einem Versuch, die möglichen Antworten auf unsere Frage zu besprechen, die habituelle und die fakultative Parthenogenesis und Apogamie scharf auseinander halten. Wo die Apomixis habituell geworden ist, könnte man versucht sein anzunehmen, daß es jedenfalls keines besonderen Anstoßes von außen bedürfe, um sie auszulösen. Die Entstehung eines Embryos in der unbestäubten Blüte wäre dann lediglich aufzufassen als eine notwendige Phase im Entwicklungsgange der Pflanze, die im Verlauf der Blütenentwicklung ebenso notwendig und spontan auf die vorangegangenen Stadien folgte wie etwa die Ausgliederung der Carpell-Primordien auf die der Staubfäden in einer Zwitterblüte. Und während sonst eben gerade die Embryobildung im ganzen (normalen) Lebenslauf der Pflanze der einzige Vorgang ist, der nicht notwendig auf das Vorangegangensein der vorhergehenden Stadien folgt, würde das Charakteristische der apomiktischen Embryobildung innerhalb des Fruchtknotens darin bestehen, daß sich die Pflanze auch für diesen Vorgang unabhängig von dem Außenreize gemacht hat. Wenn man sich dieser Auffassung anschließt, so fällt die Frage nach der Natur des die Apomixis im Verlauf der Ontogenese auslösenden Faktors weg, und es bleibt allein zu untersuchen, wodurch es der Pflanze im Verlauf der Phylogenese ermöglicht wurde, auf den an sich für die Embryobildung nötigen Außenreiz zu verzichten.

Freilich bleibt dabei die Möglichkeit offen, daß jeweils im kritischen Moment ein Innenreiz als auslösender Faktor in Betracht käme, und die Grenze zwischen Außenreiz und Innenreiz ist in unserem Falle nicht leicht zu ziehen. So wäre z. B. denkbar, daß die Änderungen physikalisch-chemischer Natur, die in einer Blüte infolge des Ausbleibens der Bestäubung eintreten, die Eizelle zur Parthenogenesis veranlaßte. Daß infolge der Bestäubung innerhalb der Blüte tiefgreifende Änderungen vor sich gehen, ganz unabhängig von der Befruchtung der Eizelle, kann keinem Zweifel unterliegen. Wissen wir

doch, daß z. B. bei Orchideen das Eindringen des Pollenschlauches überhaupt erst die weitere Ausbildung der Samenknospen bis zum empfängnisfähigen Zustand bedingt, daß in vielen Fällen von Parthenokarpie die Weiterbildung des Fruchtknotens zur Frucht allein infolge der Bestäubung geschieht, und daß auch die Entstehung von Adventivembryonen lediglich eine Folge der Bestäubung sein kann wie z. B. bei *Opuntia* (Ganong, 1898). Wenn das Eindringen des Pollenschlauches in den Fruchtknoten an sich schon so weitgehende morphogene Wirkungen hat, so ist es klar, daß auch tiefgreifende Änderungen physikalisch-chemischer Art in der Umgebung der Eizelle damit verknüpft sein müssen, Änderungen, die vielleicht bei der Entwicklungsanregung des befruchteten Eies mit beteiligt sind. Bleiben sie aus, so befindet sich also das Ei damit in anderer physikalisch-chemischer Umgebung, die ihren Charakter vielleicht beim Altern der unbestäubten Blüte noch mehr ändert. Normalerweise ist nun allerdings gerade diese Differenz nicht imstande, parthenogenetische Entwicklung der Eizelle auszulösen, wie das Verhalten unzähliger unbefruchteter Blüten beweist. Aber es wäre nicht undenkbar, daß einmal, etwa als Mutation, eine Blüte vorkäme, bei der gerade die physikalisch-chemischen Verhältnisse, wie sie in der unbestäubt bleibenden Blüte in der Umgebung des Eies herrschen, Parthenogenesis inducierten. Sie übertrug diese Eigenschaft auf ihre Nachkommen, und da bei denen also damit der Samenanatz gesichert war, so konnten sie allmählich die bestäubungsbedürftig gebliebenen Individuen verdrängen, zumal wenn bei diesen irgendwelche Erschwerung der Bestäubungs-Chancen dazu kamen.

Die Zulässigkeit einer solchen Auffassung kann nicht bestritten werden, doch ist sie so hypothetisch, daß mit ihr nicht viel gewonnen ist. Der ganze Gedankengang wurde in der Hauptsache auch nur angeführt, um zu zeigen, daß selbst bei der habituellen Apomixis, die durch ihr Dasein zu beweisen scheint, daß die Eizelle keines besonderen Anstoßes bedarf, um zum Embryo zu werden, doch sehr wohl ein versteckter Faktor vorliegen kann, der auf dem Wege eines Reizanstoßes der an sich nicht entwicklungsfähigen Eizelle die Entwicklungsfähigkeit verleiht.

Die Ansicht der meisten Parthenogenesisforscher geht denn auch dahin, daß auch bei habitueller Parthenogenesis und Apogamie nach den Ursachen zu forschen ist, die jeweils die Eizelle zur Entwicklung drängen.

Wie bereits in dem Kapitel über Parthenokarpie bemerkt wurde, könnte man da zunächst annehmen, es läge bei den parthenogenetischen oder apogamen Pflanzen autonome Parthenokarpie vor, die nun ihrerseits vermöge der engen korrelativen Wechselbeziehungen zwischen Samen- und Fruchtentwicklung die parthenogenetische Em-

bryobildung induciere. Es wurde aber schon früher (vgl. p. 395) gezeigt, daß diese Annahme nicht sehr wahrscheinlich ist.

Von mehreren Seiten ist ferner angenommen worden, daß als veranlassendes Moment für den Eintritt der apomiktischen Keimerzeugung Änderungen in den Ernährungsverhältnissen der Ovula in Betracht kämen. So gibt Ernst (1886) an, daß bei *Disciphania Ernstii*, von der freilich noch nicht sicher bekannt ist, welchen Modus der Apomixis sie besitzt, nach der Anthese die Spindeln der weiblichen Ähren an der herabhängenden Spitze infolge intensiven Zuflusses von Nährmaterial keulenförmig anschwellen. Und da nun gerade an diesen angeschwollenen Inflorescenz-Spitzen sich die apomiktisch entstehenden Früchte ausbilden, so vermutet Ernst, daß die reichliche Nährstoffzufuhr die apomiktische (nach Ernst's eigener Ansicht parthenogenetische) Embryoentstehung hervorruft.

Auch Strasburger (1904, p. 145) vertritt ähnliche Anschauungen. Er sagt: „Der Zufluß besonderer Nährstoffe nach den jungen Samenanlagen, wie er bei den apogamen Arten in der starken Inhaltsfüllung der Zellen und Anschwellung der Kernnukleolen sich kundgibt, löste wohl solche Vorgänge [apogame Fortpflanzung] aus. Da die sexuelle Keimerzeugung unterblieb, so fanden diese Nährstoffe keine Verwendung und veranlaßten schließlich eine vegetative Weiterentwicklung des Archespors und damit auch die Bildung eines vegetativen Keimes.“

Es ist dabei beachtenswert, daß es nach Strasburger's Ansicht von der spontanen Entwicklungsfähigkeit einer diploidchromosomigen Eizelle zum Aufkommen der Parthenogenesis schon genügt, wenn das Archespor sich vegetativ weiterentwickelt, also ohne Reduktionsteilung; „damit“ ist für ihn auch die Bildung eines vegetativen Keimes gegeben, so daß es dann für die Eizelle selbst keines weiteren Reizes bedarf, der sie dazu veranlaßt, in Entwicklung zu treten. Wir werden auf diesen Punkt noch eingehender zu sprechen kommen. An dieser Stelle ist es aber für die Beurteilung des Wertes von Ernährungseinflüssen als auslösender Faktoren für die Apomixis natürlich nebensächlich, ob sich die Wirkung der fraglichen Einflüsse auf eine Archesporzelle oder auf das Ei äußert.

Nun ist aber unseres Erachtens die Ansicht, daß der Zustrom besonderer Nährstoffe zu den Samenanlagen apomiktische Keimerzeugung auslöse, aus verschiedenen Gründen nicht haltbar.

Erstens erhebt sich sofort die Frage, warum denn überhaupt der reichliche Zufluß besonderer Nährstoffe nach den Samenanlagen noch stattfindet? Ist er doch auch bei normal sexuellen Pflanzen nicht unabhängig von der Entwicklung der Samenknospen, sondern vielmehr veranlaßt durch Wirkungen, die von den eine befruchtete Eizelle enthaltenden Ovulis ausgehen. Das erhellt ohne weiteres aus

dem Verhalten der Fruchtknoten unbefruchtet gebliebener Blüten und noch deutlicher aus dem von vereinzelt Samenknospen, die innerhalb eines mehrere fertile Ovula enthaltenden Fruchtknotens absterben, weil sie nicht von einem Pollenschlauch erreicht wurden und also keinen Embryo entwickeln. Der reiche Zustrom von Nährstoffen also, der in die ihnen unmittelbar benachbarten Samenknospen einfließt und diese mit ihrem Embryo reichlich ernährt, dringt nicht in sie hinein, obwohl er ihnen an sich ebenso leicht zugänglich ist als den anderen Ovulis. Das weist darauf hin, daß im allgemeinen der reichliche Zufluß von Nährmaterial zu jugendlichen Samenknospen nur dann stattfindet, wenn in ihnen wachsende Embryonen vorhanden sind, und es entspricht dieses Verhalten durchaus der allgemein bestätigten Erfahrung, daß Organbildung und Wachstum fast nie durch Stoffzufuhr veranlaßt werden, sondern daß umgekehrt sie die Zuwanderungen der Nährstoffe regulieren (vgl. Pfeffer 1897, p. 517 ff., p. 599 ff.). So können z. B. auch Achselknospen nicht einfach durch starken Zufluß von Nährmaterial nach Belieben zum Austreiben gebracht werden; dafür sind andere Reizungen maßgebend (vgl. bes. McCallum 1905). Wenn sie aber ihre Entwicklung begonnen haben, dann findet auch zu ihnen hin der Zustrom der nötigen Nährstoffe statt, offenbar unter dem Einfluß von Wirkungen komplizierter Art, die von den wachsenden Knospen selbst ausgehen. In Anbetracht dieser Verhältnisse erscheint es jedenfalls nicht ohne weiteres richtig anzunehmen, daß bei den habituell parthenogenetischen Gewächsen ein reicher Zufluß von Nährstoffen zu den Samenknospen hin stattfindet, ehe die Embryoentwicklung begonnen hat. Dann kann aber selbstverständlich auch nicht nutritive Reizung als der die Embryogenese auslösende Faktor in Betracht kommen.

Nun gibt es allerdings Fälle, in denen trotz ausbleibender Bestäubung doch ein so reicher Zufluß von Nährmaterial zum Fruchtknoten stattfindet, daß dieser sich zu einer normal gestalteten Frucht ausbildet, nämlich die Fälle von autonomer Parthenokarpie. Diese kann ja unter Umständen sogar so weit gehen, daß auch die Samen sich äußerlich normal ausbilden, woraus also hervorgeht, daß auch in die Ovula hinein sich der Nährstoffzustrom ergossen hat.

Aber gerade dieses Verhalten läßt sich wieder als Argument gegen die Mitbeteiligung von Ernährungsfaktoren bei der Auslösung der Apomixis verwenden. Denn es entwickeln sich ja eben gerade in diesen parthenokarpen Früchten trotz des reichlichen Vorhandenseins aller nötigen Nährsubstanzen keine Embryonen.

Überdies muß es natürlich auch in diesem Falle zweifelhaft bleiben, ob die parthenokarpe Fruchtbildung infolge des starken Zuflusses von Nährstoffen eintritt, oder ob auch in diesem Falle die umgekehrten Beziehungen herrschen.

Es läßt sich übrigens auch experimentell erweisen, daß ein überreicher Zustrom von Nährmaterial nicht zur apomiktischen Embryobildung zu führen braucht. (Die Fälle von Parthenokarpie sind ja ebenfalls gewissermaßen Experimente der Natur selbst, die das beweisen). Sorgt man nämlich dafür, etwa durch Ausbrechen aller anderen Blüten einer reichblütigen Inflorescenz, daß zu einer einzigen sorgfältig kastrierten und vor Bestäubung geschützten Blüte eine besonders starke Nährstoffzufuhr stattfindet, so zeigt sich bei cytologischer Untersuchung in allen von mir untersuchten Fällen (*Veronica virginica*, *Oenothera biennis*, *Aconitum napellus*) auch nicht der erste Beginn einer parthenogenetischen Keim- oder Endosperm-entwicklung. Freilich lassen sich solche Versuche nicht mit Sicherheit verallgemeinern, doch erhöhen sie jedenfalls die Wahrscheinlichkeit nicht, daß nutritive Reizung parthenogenesiserregend wirken könne. Und dem Einwand gegenüber, daß ein solches einmaliges Experiment nicht viel beweise, und daß, falls es nur Jahrhunderte lang fortgesetzt werden könnte, der stets wiederholte Reiz auch hier schließlich doch zum Eintritt der Apomixis führen würde, habe ich bereits an anderer Stelle (Winkler 1906, p. 256) an das Verhalten z. B. der kultivierten Banane erinnert, die seit Jahrtausenden angebaut wird und stets mit Nährstoffen vollgepfropfte Früchte erzeugt, ohne aber jemals außer in seltenen Ausnahmefällen Samen hervorzu- bringen. Auch die kernlose Mispel kann hier angeführt werden.

Endlich ist noch zu bedenken, daß, wie Overton (1904) fand, bei *Thalictrum purpurascens* nebeneinander in demselben Blütenköpfchen parthenogenetische und befruchtungsbedürftige Blüten sich finden. Auch bei *Hieracium excellens* kommt Ähnliches vor (Rosenberg 1907, p. 156). In beiden Fällen dürften doch wohl die Ernährungsbedingungen, unter denen sich die beiderlei Blütenarten gestalten, wesentlich gleich sein, und es wären jedenfalls wieder unwahrscheinliche Hilfhypothesen nötig, wollte man auch hier an der Anschauung festhalten, daß Ernährungsbedingungen die Parthenogenesis veranlassen.

Aus alledem ergibt sich, daß der Versuch, Ernährungsfaktoren als maßgebend für den Eintritt oder Nichteintritt parthenogenetischer oder apogamer Embryobildung anzusehen, nicht genügend begründet ist. Es muß im Gegenteil als unwahrscheinlich bezeichnet werden, daß sie eine wesentliche Rolle dabei spielen. —

Die Schwierigkeiten, die der Annahme einer stofflichen Reizung entgegenstehen, bleiben aber auch dann bestehen, wenn man nicht die Quantität, sondern die Qualität der zuströmenden Substanzen als maßgebend ansieht, also annimmt, daß nicht überreicher Zustrom von Nährmaterial in die Ovula das Ei zur Entwicklung anregt, sondern die Zuführung bestimmter entwicklungs-erregender Reizstoffe, die etwa ein

Analogon zu den organbildenden Substanzen von Sachs darstellten. Man könnte sich ja denken, daß etwa in den Blättern der parthenogenetischen Pflanzen gewisse spezifische Reizstoffe entstünden, die, in die Samenknospen gelangt, das Ei zur Entwicklung reizten. Aber diese Annahme ist zunächst einmal rein hypothetisch und durch keine Tatsache unterstützt. Überdies würde sie das Bestehen der Apomixis ebensowenig erklären, wie die Sachs'sche Annahme von blütenbildenden Substanzen die Blütenbildung erklärt. Ferner würde sich sofort die Frage erheben, warum denn diese Stoffe eben nur bei den parthenogenetischen Gewächsen gebildet werden; das ganze Problem wäre also nur verschoben. Und endlich würden wieder *Thalictrum purpurascens* und *Hieracium excellens* dieser Hypothese ganz besondere Schwierigkeiten bereiten, da nicht einzusehen wäre, warum bei ihnen die entwicklungseregenden Substanzen nicht in alle Blüten einwanderten, oder in so reichlicher Menge gebildet würden, daß es für alle Blüten einer Inflorescenz ausreichte. —

Physikalische Zustandsänderungen in der Umgebung des Eies suchte Overton (1902, p. 372) als denjenigen Faktor hinstellen, der — zunächst bei dem von ihm näher untersuchten *Thalictrum purpurascens* — die parthenogenetische Entwicklung der Eizelle induciere. Coulter und Chamberlain (1904, p. 212) haben sich dieser Vermutung Overton's angeschlossen und glauben, daß sie sich auch auf andere parthenogenetische Pflanzen ausdehnen lasse, ja sehen sogar alle Pflanzen, bei denen sich in der Nähe der Eizelle Ähnliches beobachten läßt wie bei *Thalictrum purpurascens* als parthenogenesisverdächtig an.

Overton's Vermutung gründet sich auf die Beobachtung, daß in der dichten Cytoplasmahülle, die bei *Thalictrum purpurascens* das unbefruchtete Ei umgibt, nachweislich kurz vor Beginn der parthenogenetischen Eiteilung physikalische Änderungen vor sich gehen, die wie er annimmt, irgendwie den osmotischen Druck innerhalb des Eies verändern. Da nun Loeb in seinen allbekannten Arbeiten nachgewiesen hat, daß bei manchen marinen Tieren schon verhältnismäßig geringfügige Änderungen des osmotischen Druckes des umspülenden Mediums genügen, um parthenogenetische Entwicklung der unbefruchteten Eier hervorzurufen, so vermutet Overton, daß auch bei *Thalictrum purpurascens* die von ihm supponierten osmotischen Änderungen im Ei dessen Parthenogenesis zur Folge hätten. Noch weiter als er gehen Coulter und Chamberlain, die (1904, p. 212) auf Grund der Overton'schen Beobachtung die Vermutung aussprechen, daß auch in anderen Fällen „an envelop of cytoplasm may result in the segmentation of the egg“, und daß „all cases in which there is a long delay before the egg segments may be suspected of occasional parthenogenesis“. So sind ihnen z. B. einige Burmanniaceen partheno-

genesisverdächtig, weil Treub (1883) bei ihnen gefunden hat, daß sich das Ei erst teilt, wenn der Embryosack völlig mit Endosperm gefüllt ist.

Aber auch diese Annahmen vermögen nicht zu befriedigen. Zunächst haben sie einen rein hypothetischen Charakter, und vor allem ist die Grundannahme einer Veränderung des osmotischen Druckes innerhalb des Eies als Folge von Änderungen physikalischer Natur in seiner Umgebung eine bloße Vermutung, die vorderhand durch keine Tatsache gestützt ist. Aber selbst wenn man wenigstens für *Thalictrum purpurascens* zugeben wollte, daß sie zu recht bestünde, so wäre damit doch nicht viel gewonnen, da dann sofort wieder die Frage entstünde, warum denn die maßgebenden physikalischen Änderungen des Makrosporenprotoplasmas nur in den parthenogenetischen Blüten auftreten und nicht auch in den anderen, oder aber, wenn sie in allen Blüten eintreten, warum sie nicht auch in allen die parthenogenetische Embryobildung bedingen.

Und was die von Coulter und Chamberlain geäußerte Vermutung anbelangt, daß in allen Fällen „in which there is a long delay before the egg segments“ Parthenogenesis vorliegen möge, so ist ihr gegenüber daran zu erinnern, daß erstens auch bei unzweifelhaft parthenogenetischen Gewächsen oft die Eizelle ohne besonders merkbaren Verzug in Entwicklung tritt, und daß es zweitens genug Pflanzen gibt, deren Eier zweifellos der Befruchtung zu ihrer Weiterentwicklung bedürfen, sich aber doch nicht sofort nach deren Vollzug teilen. So macht z. B. bei der sicher nicht parthenogenetischen *Thea sinensis* die Eizelle nach der Befruchtung geradezu eine Ruhezeit durch, die bis acht Monate lang (von der Anthese an gerechnet) dauert, und entwickelt sich erst weiter nach erfolgten Differenzierungen im Perikarp und den Samenhüllen. (Cavara 1898, p. 239.) Man wird hiernach also weder aus einem späten Entwicklungsbeginn des Eies auf das Vorhandensein, noch aus einem frühen auf das Fehlen von Parthenogenesis mit Sicherheit schließen dürfen. —

In Vorgängen chemisch-physikalischer Natur sieht auch Loeb (1906, p. 353) die Ursache der Parthenogenesis. Nach seiner Ansicht besteht das Wesen der Befruchtung darin, daß im Ei ein bestimmter chemischer Vorgang, etwa die Synthese von Chromatin aus gewissen Protoplasmabestandteilen hervorgerufen oder beschleunigt wird. Im unbefruchteten Ei kann dieser Prozeß deswegen nicht stattfinden, weil in ihm eine Hemmung besteht oder ein negativer Katalysator vorhanden ist, der durch das Spermatozoon beseitigt oder unschädlich gemacht wird. Bei der natürlichen Parthenogenesis nun „erfolgen die chemischen Vorgänge, welche zur Synthese von Chromatinsubstanz führen, spontan; sei es, daß das Ei schon den positiven Katalysator enthält oder selbst bildet, der sonst durch das Spermatozoon hinein-

getragen wird; oder sei es, daß es den negativen Katalysator oder die Hemmung nicht enthält, welche in den übrigen Eiern durch das Spermatozoon oder die künstliche Parthenogenesis erst unschädlich gemacht oder beseitigt werden müssen“.

Damit ist nun freilich nicht viel erklärt, selbst wenn man sich auf den Boden der Loeb'schen Befruchtungstheorie stellt. Denn die Frage ist doch eben gerade die, warum im parthenogenetischen Ei diejenigen chemischen Vorgänge, die zu seiner Entwicklung führen, und die normalerweise nur unter dem Einfluß des eingedrungenen männlichen Elementes beginnen, warum diese hier spontan erfolgen. Die Erörterung von Loeb ist also keine Erklärung, sondern nur eine Umschreibung eben der zu erklärenden Tatsache, daß sich das parthenogenetische Ei spontan entwickelt. —

Nahe liegt es natürlich anzunehmen, daß die Einführung der Apomixis irgendwie mit einer Schwächung oder dem gänzlichen Verluste der Sexualität zusammenhinge. Diese Vermutung ist denn auch z. B. von Strasburger (1904, p. 158) und Kirchner (1904, p. 95) geäußert worden. Es ist ja auch selbstverständlich, daß indirekt solche Beziehungen zwischen Apomixis und Geschlechtsverlust bestehen, insofern als bei habituell apomiktischen Pflanzen eben infolge ihrer rein apomiktischen Fortpflanzungsweise die Befruchtung überflüssig oder gar unmöglich geworden ist. Ob man nun aber auch umgekehrt direkte Beziehungen zwischen den beiden Erscheinungen annehmen darf, derart, daß der Geschlechtsverlust als primärer Vorgang die Entstehung der Apomixis zur Folge gehabt habe, erscheint aus verschiedenen Gründen sehr zweifelhaft.

Die Annahme ist an sich so unbestimmt, daß zu ihrer näheren Präzisierung Hilfsannahmen nötig sind, um klar zu machen, wie und auf welchem Wege der Geschlechtsverlust die Apomixis bedinge. Denn daß durch den Geschlechtsverlust als solchen durchaus nicht immer und notwendig Apomixis ausgelöst zu werden braucht, gibt Strasburger (1904, p. 159) selbst zu, indem er an das Verhalten der sterilen Bastarde erinnert. „Bei ihnen ist der Geschlechtsverlust jedenfalls aber auch zu unvermittelt, um eine solche allmählich werdende Erscheinung veranlassen zu können.“ Hiernach wirkt also nicht der Geschlechtsverlust schlechthin, sondern nur allmählich eintretender Geschlechtsverlust. Übrigens genügt es, wenn sich Apomixis einstellen soll, vielleicht schon, daß „die sexuelle Fortpflanzung zwar noch nicht erloschen ist, wohl aber bereits eine Schwächung erfuhr“, ja, es kann die Apomixis sogar schon „von einer Trennung der Geschlechter ausgehen. Diese hat bei den genannten beiden Pflanzen [*Thalictrum purpurascens* und *Antennaria alpina*] die Bestäubung erschwert, und dadurch ähnliche Bedingungen geschaffen, wie sie in anderen Fällen die Verbildung des Pollens mit sich bringt“. Auch

„die parthenogenetische Fortpflanzung der *Chara crinita* mag durch Diöcie ausgelöst worden sein“. (Strasburger 1904, p. 158.)

Die Erschwerung der Bestäubung, der Ausfall der Befruchtung ist es also, wodurch der Geschlechtsverlust apomixisierend wirkt. Wie können nun aber Bestäubungsschwierigkeiten solche Wirkungen haben? Um diese Frage zu beantworten, werden von Strasburger und Kirchner biologische Momente herangezogen. Nach Strasburger (1904, p. 152) wird durch die erschwerte Bestäubung „das Fortbestehen der betroffenen Art gefährdet. Apogame Fortpflanzung stellt sich als Aushilfe in bestimmten Fällen ein“. Und ähnlich möchte Kirchner (1904, p. 95) in der Parthenogenesis „eine Einrichtung sehen, welche in einer andersartigen Weise, als es die viel weiter verbreitete spontane Selbstbestäubung tut, dazu dient, um die Ausbildung von keimfähigen Samen in solchen Fällen sicher zu stellen, wo aus irgendeinem Grunde der Eintritt von Befruchtung ungewiß oder schwierig geworden ist“.

Aber abgesehen davon, daß man hier sofort fragen müßte, warum denn nicht auch bei den parthenogenetisch gewordenen Arten wie in so zahlreichen anderen Fällen zur Erhaltung der Art die Fähigkeit fast aller Pflanzen zu ausgiebiger ungeschlechtlicher Vermehrung benutzt wurde, warum also nicht Propagation anstatt Parthenogenesis zur Einführung kam, ist durchaus nicht einzusehen, inwiefern die Tatsache, daß für eine Art die Gefahr vorliegt, bei dauernd ausbleibender Bestäubung auszusterben, die Einführung parthenogenetischer oder apogamer Fortpflanzungsweise bewirken kann. Wenn in einem solchen Falle zur Erhaltung der Art die vegetative Fortpflanzung benutzt wird, so ist das ohne weiteres verständlich, da eben dann nur eine Befähigung in Anspruch genommen wird, die von vornherein vorhanden war und nun vielleicht im Laufe der Jahrhunderte durch Selektion gesteigert wird.

Mit der Parthenogenesis oder der Apogamie aber würde die Pflanze, um sich resp. ihre Art trotz der eingetretenen Bestäubungsschwierigkeiten zu erhalten, ad hoc ein ganz neues ungewöhnliches Mittel einführen. Und diese Annahme verliert nichts von ihrer Ungeheuerlichkeit auch wenn man der Ansicht ist, daß Parthenogenesis und Apogamie ganz „allmählich werdende Erscheinungen“ sind. Nur also, wenn die Befähigung zur Parthenogenesis oder Apogamie schon vor Eintritt der erschwerten Bestäubung vorhanden war, wäre die Vorstellung haltbar, daß die Bestäubungsschwierigkeiten zu ihrer ausschließlichen Einführung mitgewirkt hätten. Damit bleibt aber gerade die Frage unbeantwortet, die wir beantwortet haben wollen, die nach der primären Ursache der beiden Apomixisarten.

Aus diesem Grunde können wir uns auch nicht mit der Hilfsannahme befrenden, die Kirchner (1904, p. 96) zur Unterstützung

seiner Ansicht anführt. Er nimmt auf Grund der Beobachtungen Overton's an *Thalictrum purpurascens*, „nach denen diese Pflanze Eizellen von somatischem Charakter bildet, die sich wahrscheinlich allein parthenogenetisch entwickeln können und solche mit geschlechtlich differenziertem Kern, die sich wahrscheinlich ohne Befruchtung nicht weiterbilden“, an, „daß ursprünglich sehr allgemein in einer Anzahl von Samenanlagen, die gewissermaßen als Reserve für den Fall des Ausbleibens der Befruchtung dienten, bei der Entstehung des Embryosackes die Reduktionsteilung unterblieb und die Eizelle einen vegetativen Charakter behielt. Bei Arten mit gesicherter Befruchtung ist von dieser Einrichtung kein Gebrauch mehr gemacht und sie selbst unterdrückt worden, bei anderen, bei denen die Befruchtung, etwa infolge von Diklinie oder von übermäßig komplizierter Blüteneinrichtung unsicher wurde, ist die Möglichkeit der Parthenogenesis gewahrt geblieben und kann nun entweder, wie bei *Thalictrum purpurascens*, nur im Notfalle in die Erscheinung treten, oder endlich, wie bei den übrigen besprochenen Arten, die geschlechtliche Fortpflanzung ganz ersetzen, wenn die Befruchtung unmöglich geworden ist“.

Auch diese Annahme setzt eben das zu Erklärende schon voraus, sie steht zudem in unlösbarem Gegensatz zu den Vorstellungen, die wir über die Entstehung der Sexualität hegen müssen, und nach denen die Parthenogenesis zweifellos als abgeleitete Erscheinung gelten muß. Überdies würde sie sehr schwer anwendbar sein auf parthenogenetische Pflanzen wie *Taraxacum officinale*, die weder diklin noch mit übermäßig komplizierter Blüteneinrichtung ausgestattet sind, und bei denen auch ein so reicher Insektenbesuch stattfindet, daß sie geradezu als Beispiele für besonders gut an die Bestäubungsvermittlung angepaßte Blütenpflanzen angeführt werden könnten.

Die weitere Annahme Strasburger's, das Ausbleiben der Bestäubung und Befruchtung wirke dadurch parthenogenesiserregend, daß die den Ovulis zuströmenden Nährstoffe keine Verwendung zur sexuellen Keimerzeugung fänden, wurde schon früher (p. 420) als unhaltbar zurückgewiesen. Und auch die von uns früher (p. 418) angedeutete Möglichkeit, daß die physikalisch-chemischen Änderungen, die nach dem Ausbleiben der Bestäubung in der unbefruchteten Blüte vor sich gehen, als auslösendes Moment in Betracht kämen, bringt uns kaum weiter, da eben dann die Hilfshypothese nötig ist, daß durch Mutation eine Blüte erschien, deren Ei sich im Gegensatz zu dem aller anderen Blüten eben so verhielt.

Überdies basieren alle diejenigen Hypothesen, die Bestäubungsschwierigkeiten und ausbleibende Befruchtung für die Einführung der Parthenogenesis oder Apogamie verantwortlich machen wollen, auf

der Annahme, daß die Verbildung des Pollens als primärer Vorgang anzusehen sei. Das nehmen auch Overton (1904, p. 279) und Strasburger (1904, p. 158) an, und mit besonderem Nachdruck neuerdings Tischler (1907, p. 383) in den Worten: „Apogamie [er braucht den Terminus im Sinne von Strasburger] hat sich als „Aushilfe“ auf Mutation und Sterilität des Pollens eingestellt und ist nicht das Primäre und die Pollenobliteration das Sekundäre“ (vgl. auch Tischler 1908, p. 138).

Aber das scheint mir nicht ohne weiteres einleuchtend oder selbstverständlich zu sein. Der Grund, der die zitierten Autoren zu dieser Ansicht veranlaßt hat, ist natürlich in erster Linie der Umstand, daß bei vielen apogamen oder parthenogenetischen Pflanzen eben tatsächlich der Pollen verbildet ist. Wenn nun aber wirklich direkte kausale Beziehungen zwischen der Pollenobliteration und dem Sicheinstellen der Apogamie oder Parthenogenesis bestehen sollen, dann müßte man doch annehmen, daß die beiden Erscheinungen wenigstens insofern immer miteinander verbunden sein sollten, als Parthenogenesis stets mit Pollenverbildung verknüpft sein müßte. Das ist nun aber durchaus nicht der Fall. *Thalictrum purpurascens* hat durchaus normalen Pollen, *Hieracium aurantiacum* ebenfalls, wie aus einigen von Correns (1905, p. 249) angeführten Bastardierungsversuchen Mendel's hervorgeht; auch bei *Taraxacum* verläuft nach Juel (1905) die Pollenentwicklung ganz normal, und der Pollen ist wohl auch fähig, eine wirksame Befruchtung auszuführen, da innerhalb der Gattung *Taraxacum* nach Handel-Mazetti (1907) Bastarde vorkommen. Und da bei allen diesen Pflanzen reichlicher Insektenbesuch stattfindet und auch Selbstbestäubung bei *Hieracium* und *Taraxacum* nicht ausgeschlossen wäre, so kann in diesen Fällen jedenfalls nicht die fehlende Befruchtungsmöglichkeit Ursache für die Einführung der Parthenogenesis gewesen sein. Dadurch wird aber gewiß die Hypothese nicht wahrscheinlicher, daß sie es in den anderen Fällen doch ist.

Freilich darf man nun auch nicht etwa umgekehrt behaupten, der Pollen habe sich seinerseits, weil überflüssig geworden, verbildet, und wir werden Tischler darin recht geben, daß er sich dagegen wendet. Allerdings ist meines Wissens diese Annahme von Niemandem vertreten worden; ich selbst habe vielmehr schon 1906, p. 259 vor ihr gewarnt, und es als von vornherein wahrscheinlich bezeichnet, daß „derselbe Komplex von Ursachen, der die parthenogenetische Entwicklung der Eizelle resp. das Unterbleiben der Reduktionsteilung in der Makrospore veranlaßte, auch für das Rudimentärwerden der Mikrosporen maßgebend war“. Denn es wären noch besondere Hilfhypothesen nötig, um zu erklären, warum sich die abnorme Entwicklung der Keimzellen nur auf die Mikrosporen oder die Makrosporen

allein beschränkte. Wissen wir doch, daß bei Bastarden, bei denen ja sehr häufig die Entwicklung der Geschlechtszellen unnormal verläuft, nicht nur die Mikrosporen-, sondern auch die Makrosporenentwicklung davon betroffen wird. Zwar häufig in geringerem Maße (Focke 1881, p. 478), aber doch immer merkbar und gelegentlich sogar stärker als die der Pollenzellen (Focke l. c., p. 480). Und neuerdings hat Tischler selbst (1903; 1906) nachgewiesen, daß Embryosackobliterationen bei Bastardpflanzen durchaus nichts Seltenes sind. Wenn also hier die Unregelmäßigkeiten bei der Bildung der Keimzellen nicht lediglich auf die Mikrosporenentwicklung beschränkt blieben, so erhebt sich für die Verfechter der Ansicht, die Pollenverbildung als Primäres habe Apogamie oder Parthenogenesis als Aushilfe zur Folge gehabt, die Frage, warum denn nicht auch hier die Makrosporenentwicklung in Mitleidenschaft gezogen wurde.

Tischler (1907, p. 383) meint, für die Ansicht, daß sich die Apogamie als Aushilfe auf die Sterilität des Pollens eingestellt habe, spräche auch „die Unsicherheit in der „Wahl des Weges“ bei den Farnen (Farmer und Miss Digby) und Hieracien (Rosenberg), wo neben Apogamie auch Aposporie, vielleicht sogar Parthenogenese ausgelöst wird“.

Eine nähere Begründung, inwiefern die angebliche Unsicherheit in der Wahl des Weges solche Schlüsse zulasse, gibt er indessen auch in seiner ausführlichen Arbeit (Tischler 1908, p. 138) nicht. Jedenfalls scheint mir der Hinweis auf die Farne deswegen wenig glücklich zu sein, als gerade bei ihnen häufig die Spermatozoenbildung durchaus normal, die Archegonienentwicklung aber abnorm verläuft, gerade bei apogamen Formen. In diesem Zusammenhange anführen könnte man sie doch aber nur, wenn auch bei ihnen die Entwicklung der männlichen Keimzellen mehr gestört wäre, als die der weiblichen, so daß man auch hier in der Apogamie eine Aushilfe auf die fehlende Befruchtungsmöglichkeit sehen könnte. Warum aber gerade die „Unsicherheit in der Wahl des Weges“ für die Richtigkeit der Ansicht sprechen soll, daß die Pollenverbildung als Primäres die Apogamie zur Folge gehabt habe, ist mir nicht recht verständlich. Selbst wenn man einmal zugeben wollte, daß bei den Farnen die abnorme Ausbildung der Spermatozoen das Primäre war, so kann doch gerade daraus, daß „zur Aushilfe“ sich entweder Apogamie oder Parthenogenesis oder Aposporie einstellten, der Schluß gezogen werden, daß zwischen keiner dieser drei Erscheinungen und der Spermatozoenverbildung eine notwendige kausale Beziehung bestehen kann.

Aus alledem scheint mir hervorzugehen, daß für die Annahme, eine durch irgendwelche unbekannten Faktoren veranlaßte Sterilität der männlichen Keimzellen sei dasjenige Moment, das im Verlauf der

Phylogenese zur Einführung von Apogamie oder Parthenogenesis geführt habe, bisher keinerlei positiven Anhaltspunkte vorliegen. —

Nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse können wir also über die Faktoren, die phylogenetisch die Einführung der habituellen Parthenogenesis oder Apogamie bewirkt haben, ebensowenig etwas Sicheres aussagen als über die Natur der Reizvorgänge, die jeweils im Verlauf der Ontogenese sie auslösen. Die ganze Frage wird dadurch noch komplizierter, daß es ja eigentlich zwei Vorgänge sind, die bei somatischer Parthenogenesis zu erklären sind; das Unterbleiben der Reduktionsteilung und die spontane Entwicklung des Eies. Für die Strasburger'sche Ansicht fällt diese Komplikation allerdings weg, da nach ihr die Entwicklung des Eies ja darin ihre Erklärung findet, daß es diploidchromosomig ist. Und da der Besitz der diploiden Chromosomenzahl für das Ei die notwendige Folge des Unterbleibens der Reduktionsteilung ist, so ist also nur zu erklären, warum und auf Grund welcher Reize diese nicht stattfindet. Nach unserer Ansicht dagegen ist das Ei lediglich auf Grund der un-reducierten Chromosomenzahl noch nicht entwicklungsfähig, es bedarf daher einer besonderen Erklärung, warum es das wird. Doch ist selbstverständlich auch nach dieser Ansicht es sehr gut denkbar, daß auch über die Entwicklungsfähigkeit des Eies schon zu der Zeit entschieden wird, in der das Unterbleiben der Reduktionsteilung bestimmt wird. Irgendwelche Anhaltspunkte zur Entscheidung dieser Frage fehlen uns vorderhand völlig. Es wäre dabei sehr gut denkbar, daß das Ei unbeschadet seiner spontanen Entwicklungsfähigkeit befruchtungsfähig bliebe, wie das ja z. B. bei dem Ei der Honigbiene vielleicht tatsächlich der Fall ist.

Vielleicht ließen sich für die Beantwortung aller dieser Fragen Anhaltspunkte finden, wenn man etwa versuchte, bei Pflanzen, die wie *Thalictrum purpurascens* und manche Hieracien parthenogenetische und bestäubungsbedürftige Blüten nebeneinander besitzen, die Bedingungen festzustellen, unter denen sie entweder ausschließlich parthenogenetisch oder ausschließlich amphimiktisch sind. Solche Versuche liegen bisher nicht vor. Versuche, nach ähnlichen Methoden wie bei Tieren experimentell auch bei höheren Pflanzen Parthenogenesis zu erzielen, sind zwar verschiedentlich unternommen worden, z. B. von Overton (1902), haben aber bisher immer negative Ergebnisse gehabt. Aber auch wenn sie positive Ergebnisse gezeitigt hätten, ist es sehr fraglich, ob diese viel Wert für die Beantwortung der Frage nach der Ursache der habituellen Parthenogenesis gehabt hätten. Denn offenbar können die Ursachen sehr mannigfache und von Fall zu Fall verschiedene sein. Aus diesem Grunde sind auch die Kenntnisse, die wir von der Ursache der fakultativen Parthenogenesis haben, nicht unmittelbar zur Erklärung der habituellen verwendbar.

Unter fakultativer Parthenogenesis wollen wir diejenige Form der Parthenogenesis verstehen, die nur dann zustande kommt, wenn ein ganz bestimmter nachweisbarer Außenreiz sie auslöst. Bleibt der Außenreiz aus, so geht das unbefruchtete Ei der hierhergehörigen Pflanzen zugrunde, ohne sich zum Embryo zu entwickeln.

Zu erwähnen wäre hier an erster Stelle *Ficus hirta* (vgl. p. 335) bei der ja freilich die Parthenogenesis noch nicht mit völliger Sicherheit nachgewiesen, aber ihr Bestehen doch durch die Untersuchungen von Treub (1902) sehr wahrscheinlich gemacht worden ist. So viel ist jedenfalls sicher, daß die Ausbildung embryonalhaltiger Samen nur in solchen Rezeptakeln erfolgt, in die die Blastophaga eingedrungen ist. Es liegt nahe, daraus zu schließen, daß hier durch den Einstich des Inquilinen der Reiz gegeben sei, der die parthenogenetische Entwicklung der Eizelle auslöse. Treub neigt auch zu dieser Annahme, die durch die allbekannte morphogene Wirkung des Stiches und der Eiablage der gallbildenden Insekten gestützt wird. Aber zwingend ist sie nicht, da Eisen (1896) durch besondere Bestäubungsversuche dargetan hat, daß wenigstens bei der Smyrnafeige die Reife der Rezeptakeln nicht vom Stiche des bestäubenden Insektes, sondern von der Bestäubung als solcher abhängt, da künstliche Übertragung des Pollens mittels eines Gänsekieles denselben Effekt auf die Ausbildung der Frucht ausübte wie die Kaprifikation. Auch stellte er durch Bastardierungsversuche fest, daß bei *Ficus carica* eine durch die Bestäubung oder den Insektenstich ausgelöste Parthenogenesis nicht vorliegt. Nun sind zwar selbstverständlich diese Ergebnisse nicht ohne weiteres auf *Ficus hirta* übertragbar, immerhin weisen sie darauf hin, daß der Schluß auf eine parthenogenesiserregende Wirkung des Blastophagastiches nicht zwingend ist, sondern daß ebensogut die ja nicht zu bezweifelnde Apomixis durch die Bestäubung als solche ausgelöst sein kann, zumal Treub ausdrücklich konstatiert hat, daß eine solche stattfindet, und daß die Pollenkörner auch keimen und in das Gewebe der weiblichen Blüte eindringen, wenn es auch nicht zur Befruchtung selbst kommt.

Die Möglichkeit einer solchen Auslösung der Parthenogenesis durch die Bestäubung ist nicht von der Hand zu weisen. Wissen wir doch, daß die propagative Adventivembryobildung außer bei *Caelebogyne ilicifolia* auch bei *Opuntia* und *Euphorbia dulcis* durch die Bestäubung ausgelöst wird derart, daß sie eben unterbleibt, wenn die Blüte nicht bestäubt wird. Das wurde von Strasburger (1878, p. 662) durch Kastrierversuche bei *Nothoscordum fragrans* zuerst nachgewiesen; es trifft auch für *Funkia ovata*, *Allium odorum* und andere polyembryonate Pflanzen zu. Nun wird allerdings in der Mehrzahl der hier anzuführenden Fälle die Eizelle befruchtet, und es muß daher vorerst unentschieden bleiben, ob die Entwicklungsanregung für die

betreffenden Nucelluszellen vom Pollenschlauch oder vom befruchteten — sich aber übrigens gewöhnlich nicht zum Embryo entwickelnden — Ei ausgeht. Um so bemerkenswerter ist es, daß bei *Opuntia vulgaris* nach Ganong (1898, p. 224) zur Entstehung der Adventivembryonen die Befruchtung der Eizelle nicht nötig ist, wohl aber die Bestäubung. Der Pollenschlauch tritt auch nach den Beobachtungen Ganong's stets in den Embryosack ein, doch geht aus seinen Angaben nicht hervor, ob nicht auch schon das Eindringen des Pollenschlauches in das Narbengewebe genügt. Jedenfalls aber zeigt das Verhalten der *Opuntia vulgaris*, daß durch die Bestäubung als solche ein Reiz gegeben sein kann, der die Entstehung von Adventivembryonen zur Folge haben kann, und das mag wohl der Ansicht als Stütze dienen, daß auch unter Umständen Parthenogenesis durch die Bestäubung ausgelöst werden kann. Für *Ficus hirta* wäre das durch die früher (vgl. p. 336) angedeuteten Experimente wohl zu entscheiden.

Die Annahme, daß durch die Bestäubung, ohne daß eine eigentliche Befruchtung stattfände, eine parthenogenetische Entwicklung der Eizelle angeregt würde, ist, worauf schon bei der Besprechung der noch unsicheren Fälle von Parthenogenesis wiederholt hingewiesen wurde, vor allem zur Erklärung des eigentümlichen Verhaltens der faux hybrides herangezogen worden. Und in der Tat, wenn verschiedene Rassen von *Vitis vinifera* mit Pollen von *Ampelopsis hederacea* bestäubt in der Generation F1 durchaus reine *Vitis vinifera*-Nachkommen der mütterlichen Rasse ergeben, oder wenn *Zygopetalum Mackayi* nach der Bestäubung mit dem Pollen der verschiedensten Arten von sechs anderen Orchideengattungen immer wieder reine *Zygopetalum Mackayi*-Brut liefert, so ist eine der für dieses auffällige Verhalten möglichen Erklärungsarten sicherlich in der Annahme gegeben, daß infolge der Bestäubung, etwa unter dem Einflusse eines in dem Pollenschlauche enthaltenen Wuchsenzyms, Parthenogenesis im Vitis- oder Zygopetalum-Ei ausgelöst wird. Und wenigstens für *Zygopetalum Mackayi* ist ja durch den früher (p. 332) zitierten Versuch von McWilliam erwiesen, daß eine zweite Erklärungsmöglichkeit, wonach es sich um echte Bastarde handeln würde, bei denen sämtliche mütterlichen Charaktere dominierten, ausgeschlossen ist, da die dann zu erwartende Spaltung in der Generation F2 ausblieb.

Nun bleibt freilich neben den erwähnten Erklärungsmöglichkeiten noch eine dritte übrig, die durch die interessanten und wichtigen Versuche von Godlewski (1906) über Kreuzungen zwischen Echiniden und Crinoiden nahe gelegt wird. Dieser Forscher fand bekanntlich, daß die Eier mehrerer Echinidenarten, mit dem Sperma des Crinoiden *Antedon rosacea* befruchtet, sich zu Bastardlarven mit ausschließlich mütterlichen Charakteren entwickelten, eine Beobachtung, die, wie man sieht, ein völliges Analogon etwa zu dem Verhalten

von *Zygopetalum Mackayi* darstellt. Nun konnte aber Godlewski bei seinen Objekten ausdrücklich feststellen, daß eine regelrechte Verschmelzung des Antedon-Spermakerns mit dem Echiniden-Eikern vor sich geht, und daß sich auch das Chromatin des männlichen Kernes an der Bildung der Furchungskerne beteiligt. Hier kann man also nicht gut von einer Auslösung parthenogenetischer Entwicklung durch die Einwirkung des Spermatozoons sprechen, sondern muß den Vorgang offenbar auffassen als eine normale Befruchtung, bei der aber die männlichen Erbträger nicht imstande sind, in dem fremden Cytoplasmamedium ihre Eigenschaften zur Geltung zu bringen.

Eine ganz entsprechende Erklärung läßt sich natürlich auch für die pflanzlichen faux hybrides aufstellen. Entschieden werden kann es selbstverständlich nur durch die zytologische Untersuchung. Für die Annahme, daß die faux hybrides in der Tat einen Analogiefall zu den Godlewski'schen Echinid-Crinoid-Bastarden darstellen, scheint mir der Umstand zu sprechen, daß bei *Fragaria* faux hybrides bekannt sind, die nach Millardet (1894) und Solms (1907) rein dem Vater und nicht der Mutter gleichen. Bei ihnen kann natürlich keine Parthenogenesis der Eizelle vorliegen, sondern es muß unbedingt angenommen werden, daß geformte Elemente aus dem Pollenschlauch in das Ei eindringen; wahrscheinlich geht die Befruchtung regelrecht vor sich, nur sind es hier die weiblichen Erbträger, die ihre Eigenschaften nicht zur Geltung bringen können. Immerhin ist damit natürlich nicht ausgeschlossen, daß in denjenigen Fällen, wo die Nachkommenschaft der Mutter gleicht, die Entwicklung der Eizelle auf einer durch die Bestäubung ausgelösten Parthenogenesis beruht. Diese Möglichkeit bleibt also bis auf weiteres offen. (Vgl. auch Tischler 1908, p. 109 Anm. 1.)

So haben wir, wie die Dinge jetzt liegen, wenigstens bis zu einem gewissen Grade einen Einblick in die die Parthenogenesis bedingenden Faktoren nur für die verhältnismäßig seltenen Fälle von experimenteller Parthenogenesis. Doch muß von vornherein bemerkt werden, daß uns eine Einsicht in die Mechanik des Vorganges in allen Fällen noch vollkommen fehlt, und daß es auch nicht zulässig ist, zu schließen, daß auch bei der habituellen Parthenogenesis dieselben oder ähnliche Faktoren für die Auslösung der Eientwicklung in Betracht kämen.

Vor allen Dingen haben wir es hier mit den wichtigen Versuchen von Klebs (1896) über die experimentelle Parthenogenesis bei Algen zu tun, für deren richtige Würdigung zu beachten ist, daß sie schon längst abgeschlossen vorlagen, als Loeb und Andere ihre bekannten Versuche über experimentelle Parthenogenesis bei Tieren anstellten. Es ist sehr wohl möglich, daß eine ausgedehnte und kritische Weiter-

führung der Klebs'schen Versuche noch manche für das Problem der Befruchtung und Parthenogenesis fundamental wichtige Tatsache aufdecken wird, und es wäre daher sehr erwünscht, wenn sie unter genauer Berücksichtigung der Gesichtspunkte, die inzwischen die zoologische Parthenogenesis-Forschung ergeben haben, wieder aufgenommen würden. Dabei wäre wohl zunächst die intensive Durcharbeitung eines Falles wichtiger als die Ausdehnung auf möglichst viele Formen.

Von den Faktoren, die unter Umständen bei Algen parthenogenesiserregend wirken können, ist zunächst die Temperatur zu nennen. Klebs fand (1896, p. 209 ff.), daß die Kopulation der Schwärmer von *Protosiphon* ziemlich unabhängig von der Temperatur vor sich geht, falls diese sich zwischen etwa 0 und 23 Grad bewegt. Läßt man aber auf die Schwärmer in ihrem letzten Bildungsstadium eine konstante Temperatur von 25—27 Grad einwirken, so verlieren sie ihre Kopulationsfähigkeit, gehen nun aber nicht zugrunde, sondern werden zu Parthenosporen, aus denen sich neue Pflänzchen entwickeln können. Wichtig dabei ist, daß diese Wirkung der Temperatur nur dann deutlich zur Geltung kommt, wenn man Zellen zu dem Versuche verwendet, die gerade mit den letzten Stadien der Gametenbildung beschäftigt sind: „der bloße Aufenthalt der Zellen bei einer Temperatur von 29—40° übt auf die später bei niedrigerer Temperatur entstehenden Schwärmer keine Nachwirkung aus“.

In diesem Zusammenhange ist bemerkenswert, daß nach Klebs (1896, p. 114, p. 127 ff.) bei *Vaucheria* höhere Temperatur die Oogonienanlagen veranlaßt, zu vegetativen Fäden auszusplassen, ein Vorgang, der natürlich nicht als Parthenogenesis zu deuten, sondern einfach als ein Wiedervegetativwerden aufzufassen ist.

Die Angaben von Nathansohn (1900), daß auch bei manchen Marsilia-Arten Temperaturerhöhung die unbefruchteten Eier zu parthenogenetischer Entwicklung veranlassen könne, hat sich, wie bereits früher erwähnt wurde, bei der Nachuntersuchung durch Strasburger (1907) nicht bestätigt. Doch konnte auch Strasburger einen gewissen entwicklungsfördernden Einfluß der Temperaturerhöhung feststellen, wie aus der folgenden Angabe (1907, p. 137) hervorgeht: „Bevor das unbefruchtete Ei der *Marsilia Drummondii*, trotz seiner Doppelzahl von Chromosomen, sich entschließt, in die apogamische Entwicklung einzutreten, ist, allem Anschein nach, ein gewisser Widerstand zu überwinden. Zum mindesten boten Makrosporen, die zu einer Zeit fixiert worden waren, die den Beginn der Keimentwicklung erwarten ließ, stets zahlreiche noch ruhende Eier dem Beobachter dar. Es hatte eben an jener Anregung zur Keimentwicklung gefehlt, die sonst von der Befruchtung ausgeht. Diese Anregung kann aber durch Steigerung der Temperatur des um-

gebenden Wassers innerhalb bestimmter Grenzen geschaffen werden, und die Zahl der sich apogamisch weiter entwickelnden Eier erhöhen.“

Hier bleibt es freilich vorerst noch zweifelhaft, ob eine spezifische Wirkung der Temperatur auf die diploide Eizelle der *Marsilia* vorliegt, oder ob nicht vielmehr die angewandte höhere Temperatur einfach dem Temperatur-Optimum entsprach. Es ist ohne weiteres klar, daß sich, wenn der ganze Entwicklungsproceß sich unter optimalen Temperaturbedingungen vollzieht, mehr Eier entwickeln werden, als wenn das nicht der Fall ist, und das würde auch für die befruchteten Eier sexuell gebliebener Arten gelten.

Wie in allen diesen Fällen die Temperaturerhöhung wirkt, ist noch völlig unaufgeklärt.

Der zweite und wichtigere Faktor, durch den es Klebs gelang, bei manchen Algen experimentell Parthenogenesis zu inducieren, sind Änderungen in der physikalisch-chemischen Konstitution des Mediums. Wir können die zahlreichen Versuche, die Klebs mit verschiedenen Formen und verschiedenen Medien in dieser Richtung angestellt hat, hier natürlich nicht im einzelnen anführen, sondern nur einige Fälle als Beispiele herausgreifen (man vgl. auch die Angaben in unserem Kapitel 2).

So verlieren die Gameten von *Protosiphon* die Kopulationsfähigkeit, wenn sie in nährsalzreichen Medien gehalten werden oder in hochprozentigen Rohrzuckerlösungen, können aber unter Umständen durch Übergang aus Nährlösung in Wasser wieder geschlechtlich gemacht werden. Auch die früher geschilderte experimentelle Parthenogenesis von *Spirogyra* wurde vor allem hervorgerufen durch Nährlösung oder Rohrzuckerlösungen von bestimmter Konzentration. Und Ähnliches gilt auch für *Chlamydomonas media*.

Auch hier wieder ist noch unbekannt, wie die Änderungen im Medium wirken; doch dürfte er sich durch kritische Versuche wenigstens mit einiger Sicherheit entscheiden lassen, ob in erster Linie chemische, oder ob physikalische Reize maßgebend sind. Beides wäre denkbar. Klebs (1896, p. 218) meint (für *Protosiphon*), „daß der Eintritt der Salze in den Plasmakörper des Schwärmers ihm die Kopulationsfähigkeit raubt, der Austritt sie ihm wieder verleiht. Die Salze werden in erster Linie durch ihre chemische Eigenschaft, in zweiter durch ihre wasserentziehende Kraft hemmen“. Die Ergebnisse der zoologischen Parthenogenesis-Forschung lassen nun allerdings vermuten, daß auch bei der pflanzlichen experimentellen Parthenogenesis der osmotische Reiz weit wichtiger ist als der chemische. Doch das läßt sich nur durch Versuche entscheiden. Die Frage bleibt freilich auch dann noch unbeantwortet, — ebenso wie das ja

auch bei der tierischen experimentellen Parthenogenese der Fall ist — inwiefern osmotische Druckschwankungen im umgebenden Medium entwicklungszerstörend wirken können.

Neuntes Kapitel.

Biologische Bedeutung der Parthenogenese und Apogamie.

Die biologische Bedeutung der Parthenogenese und Apogamie wird man natürlich vor allem darin finden müssen, daß beide Apomixis-Arten es den mit ihnen ausgestatteten Pflanzen ermöglichen, sich hinsichtlich reichlicher Samenproduktion unabhängig von denjenigen äußeren Faktoren zu machen, auf die bestäubungsbedürftige Pflanzen angewiesen sind. Selbst in Jahren also, in denen zur Blütezeit Insektenmangel oder naßkalte Witterung oder ähnliche die Bestäubung erschwerende Umstände herrschen, wird die apomiktische Samenproduktion so reichlich als sonst stattfinden müssen oder (wenigstens theoretisch) können. Für diöcische Pflanzen kommt als weiterer Vorteil in biologischer Hinsicht dazu, daß weibliche Stöcke, falls sie parthenogenetisch oder apogam sind, auch an Lokalitäten fruchten können, wo männliche Individuen völlig fehlen oder wenigstens sehr selten sind.

Zweifellos liegt hierin ein gewisser Vorteil für die parthenogenetischen und apogamen Gewächse gegenüber den befruchtungsbedürftigen, ein Vorteil, den sie übrigens mit den propagativ-apomiktischen Pflanzen teilen, die sich durch Ausläufer, Adventivembryobildung usw. vermehren. Freilich haben sie sich die Sicherung der Samenproduktion zu erkaufen durch den Verzicht auf die Vorteile, die mit der Amphimixis verknüpft sind. Das dieser Verzicht aber jedenfalls für einen erheblichen Zeitraum den Fortbestand der Art nicht gefährdet, das zeigt die große Verbreitung in so ungeheurer Individuenzahl z. B. des parthenogenetischen *Taraxacum officinale*. Andererseits ergibt ein Vergleich der Verbreitung und des Individuenreichtums z. B. der parthenogenetischen und der sexuell gebliebenen Hieracien, daß der mit der Befähigung zu apomiktischer Samenbildung gegebene Vorteil nicht so groß ist, den ihn genießenden Pflanzen unbedingt die völlige Verdrängung verwandter befruchtungsbedürftiger Arten zu ermöglichen, wenn man auch geneigt sein wird, die außerordentliche Verbreitung des *Taraxacum officinale* zum großen Teile mit auf Rechnung der unbedingten Sicherheit zu schreiben, mit der

es vermöge seiner Parthenogenesis alljährlich seine zahlreichen flugkräftigen Früchte zur Reife bringt.

Pflanzen wie der Löwenzahn geben uns auch Anhaltspunkte für die Beantwortung der Frage, worin der eventuelle Vorteil der Parthenogenesis und Apogamie vor der dritten Art der Apomixis, der Propagation, bestehen kann: darin nämlich, daß die Pflanze nicht auf die Ausnutzung der Verbreitungseinrichtungen zu verzichten braucht, die gerade die Samen resp. die Früchte zu den Hauptverbreitungsorganen stempeln. Wenn so auch nicht geleugnet werden kann, daß mit der Einführung der Parthenogenesis oder Apogamie für die betroffenen Pflanzen ein gewisser Vorteil verbunden war, so darf man diesen doch auch nicht überschätzen. Eine solche Überschätzung liegt aber unseres Erachtens vor, wenn man die Einführung der apomiktischen Samenproduktion überhaupt in Zusammenhang mit den damit verbundenen biologischen Vorteilen bringt, wie das Kirchner, Strasburger u. a. tun.

Grundvoraussetzung dieser Ansicht, die also in Parthenogenesis und Apogamie nur ein Rettungsmittel erblickt, das die Art zur Verhütung der Aussterbegefahr ergreift, ist natürlich, daß durch irgendwelche Vorgänge die Bestäubung erschwert oder ganz unmöglich gemacht ist. Diese Vorgänge können von mancherlei Art sein.

Bei diöcischen Pflanzen könnte z. B. ein Seltenerwerden des männlichen Geschlechtes oder eine dauernde örtliche Trennung beider Geschlechter das Bestäubungshindernis abgeben. Strasburger (1904, p. 158) macht denn auch diese Annahme, wenn er sagt, die Trennung der Geschlechter habe bei *Thalictrum purpurascens* und *Antennaria alpina* „die Bestäubung erschwert, und dadurch ähnliche Bedingungen geschaffen, wie sie in anderen Fällen die Verbildung des Pollens mit sich bringt. Bei *Antennaria alpina* sind die männlichen Individuen so selten geworden, daß dieses dem Fehlen von befruchtungsfähigem Pollen völlig gleichkommt. Bei *Thalictrum purpurascens* konnte J. B. Overton (1902, p. 363 und 1904, p. 274) öfters eine örtliche Trennung der männlichen und weiblichen Individuen feststellen Die parthenogenetische Fortpflanzung der *Chara crinita* mag auch durch Diöcie ausgelöst worden sein“. Dabei ist selbstverständlich nicht Diöcie an sich gemeint, sondern Diöcie in Verbindung mit erschwerter Bestäubung, wie sie eben mit örtlicher Trennung der Geschlechter oder Verschwinden des männlichen Geschlechtes gegeben ist.

Wir haben schon im vorigen Kapitel (p. 425) darauf hingewiesen, daß die Annahme, Befruchtungerschwerung habe parthenogenesisauslösend gewirkt, eine Reihe von Hilfsannahmen im Gefolge hat, die das Problem nicht vereinfachen. An dieser Stelle sei nun betont, daß auch vom biologischen Standpunkte aus durchaus kein Grund vor-

liegt, anzunehmen, das Seltenerwerden des männlichen Geschlechtes als primärer Vorgang habe den Eintritt der apomiktischen Samenbildung als rettenden Ausweg zur Folge gehabt. Denn es ist sehr schwer sich vorzustellen, daß der allmähliche Aussterbeprozess nur die männlichen Individuen ergriffen haben soll, zumal ja beide Geschlechter in ihren vegetativen Teilen völlig gleich organisiert zu sein pflegen. Viel näher liegt da doch die Annahme, daß das Seltenerwerden und schließliche völlige Verschwinden männlicher Pflanzen einfach darauf beruht, daß eben die parthenogenetisch erzeugten Samen immer bei den betreffenden Gewächsen nur weibliche Individuen ergeben, während die männlichen Stöcke rein auf propagative Vermehrung angewiesen sind. Lange genug fortgesetzt, muß das natürlich zum Überwiegen und endlich zum gänzlichen Aussterben des männlichen Geschlechtes führen. So ist dies die Folge und nicht die Ursache der Parthenogenesis, und der Grund für deren erstes Auftreten bleibt nach wie vor zu erklären. Für die örtliche Geschlechtertrennung bei *Thalictrum purpurascens* gilt, wie ja nach dem Vorausgehenden nicht näher ausgeführt zu werden braucht, das gleiche.

Die Befruchtungerschwerung könnte aber auch daran liegen, und das würde nicht nur für diöcische, sondern auch für monöcische Pflanzen gelten, daß die Bestäubungsvermittler aus irgendeinem Grunde ausblieben oder verschwanden. Diese Annahme ist an sich nicht sehr wahrscheinlich; aber selbst wenn sie für die eine oder andere parthenogenetische Phanerogame zutreffen sollte, so vertrüge sie doch keine Verallgemeinerung, da manche parthenogenetischen Gewächse, wie *Taraxacum officinale* und die Hieracien, gerade zu den von Insekten am reichlichsten besuchten gehören.

Endlich aber könnte die Befruchtungerschwerung auf der Verbildung des Pollens beruhen. Es wurde indessen schon früher gezeigt, daß auch diese Annahme unüberwindlichen Schwierigkeiten begegnet (vgl. p. 428).

Es muß somit die Annahme an sich, daß überhaupt bei den parthenogenetisch gewordenen Pflanzen Bestäubungsschwierigkeiten eintraten, als durchaus unbewiesen und nicht einmal sehr wahrscheinlich bezeichnet werden. Aber selbst wenn wir sie als richtig gelten lassen wollten, so wäre damit doch noch lange nicht die weitere Annahme gerechtfertigt, daß nun diese Befruchtungsschwierigkeiten die Parthenogenesis induciert hätten. Abgesehen von den Gründen, die wir bereits dagegen angeführt haben, wäre hier noch all das anzuführen, was Göbel (1904, p. 780 ff.) gegen die entsprechende Hypothese ins Feld führt, die Bildung kleistogamer Blüten hinge mit dem Mangel an Bestäubungsvermittlern zusammen. Es sei auf die Argumentation Göbel's verwiesen.

Zehntes Kapitel.

Die Beziehungen zwischen Parthenogenesis und Polymorphismus.

Vor allem Strasburger hat mehrfach (1904, p. 144; 1907, p. 171; vgl. auch Tischler 1908, p. 136 ff.) die auffallende und zweifellos nicht bedeutungslose Tatsache betont, daß Parthenogenesis gerade bei sehr polymorphen Gattungen so verhältnismäßig häufig auftritt. Gehören doch von den wenigen Gattungen, innerhalb deren Parthenogenesis mit Sicherheit nachgewiesen ist, die Mehrzahl zu besonders vielgestaltigen. So *Alchimilla*, *Hieracium*, *Taraxacum*, *Marsilia*, *Athyrium*, *Nephrodium*; auch *Chara crinita* ist von unseren Charen die formenreichste, und auch *Wikstroemia indica* ist (nach brieflicher Mitteilung des Herrn Professors Gilg) „sehr variabel“. Man wird Strasburger und Tischler recht geben müssen, wenn sie meinen, daß dieses Zusammentreffen kaum zufällig sein könne. Es entsteht also die Frage, wie es zu verstehen ist.

Strasburger legt sich (l. c.) die Beziehungen zwischen Polymorphismus und Parthenogenesis oder Apogamie so zurecht, daß er annimmt, der Polymorphismus habe eine schließlich bis zur Sterilität gehende Geschlechtsschwächung verursacht, und diese habe dann „mittelbar die Ausbildung der apogamen Fortpflanzung gefördert“. Die Sterilität soll dabei nach seiner Annahme nicht unmittelbar durch die Mutation, sondern erst durch die Mutantenkreuzungen veranlaßt werden, eine Ansicht, die Tischler (1908, p. 139) „unnütz scheint, wenn wir sehen, wie z. B. bei manchen Pflanzen, so den pelorischen Linarien sofort mit der Mutation auch die Unfruchtbarkeit sich eingestellt hat“. Dabei ist sich übrigens Strasburger (1907, p. 171) bewußt, daß seine Vorstellung keine Verallgemeinerung zuläßt, wie „die Untersuchung der polymorphen Gattungen *Rubus* und *Rosa* lehrte, welche trotz ihrer Vielgestaltigkeit in ihren geschlechtlichen Leistungen keine Störungen erlitten und Apogamie nicht aufwiesen“. Der Satz, daß apomiktische Organismen häufig polymorph sind, trägt also keine Umkehrung in dem Sinne, daß polymorphe Organismen nun auch apogam oder parthenogenetisch sein müßten. Ein Gegenbeweis gegen den vermuteten Zusammenhang zwischen Apogamie und Mutation kann aber nach Tischler (1908, p. 139) hierin nicht erblickt werden, da, wie er festgestellt habe, bei der mutationsverdächtigen *Potentilla Tabernaemontana* eine beginnende Pollensterilität, bei der konstanten *Potentilla rubens* nur guter Pollen vorhanden sei; bei beiden Arten ist übrigens die Befruchtung „noch“ normal, „weil die restierenden guten Pollenkörner selbst bei ersterer Art vollauf genügen.“

Wenn nun auch die Beziehungen zwischen den beiden Apomixis-Arten und dem Polymorphismus nicht geleugnet werden sollen, so muß doch darauf hingewiesen werden, daß die Annahme mehr oder weniger direkter kausaler Beziehungen zwischen den beiden Erscheinungen mit erheblichen Schwierigkeiten zu kämpfen hat.

Zunächst sind unseres Erachtens die Einwände nicht zu leicht zu nehmen, die sich daraus ergeben, daß eben in anderen Fällen sehr ausgesprochener Vielgestaltigkeit sich keine Schwächung der Sexualität und weder Parthenogenese noch Apogamie als Ersatz eingestellt haben. Zudem aber bleiben die vorher (vgl. p. 426 ff.) erörterten Schwierigkeiten im vollen Umfange bestehen, die der Annahme kausaler Beziehungen zwischen dem Ausfall der Befruchtung und dem Eintritt der Parthenogenese entgegenstehen. Ehe aber nicht positive Anhaltspunkte für das Bestehen solcher Beziehungen vorliegen, steht natürlich die noch weitergehende Hypothese, wonach Polymorphismus Geschlechtsschwächung und diese Apomixis verursachen sollen, in der Luft.

Unter diesen Umständen liegt es vielleicht näher, die Beziehungen zwischen Mutation und dem Eintritt von Parthenogenese oder Apogamie einfach darin zu finden, daß bei stark mutierenden Gattungen oder Arten eher als bei durchaus konstanten einmal eine Mutante auftreten konnte, die eben gerade durch die Tendenz zu parthenogenetischer Fortpflanzung charakterisiert ist, oder die so organisiert war, daß bei ihr durch die in ihrem Entstehungsbezirk obwaltenden Außenbedingungen Parthenogenese induciert wurde. Und da das ausgleichende Moment der Amphimixis bei den apomiktischen Pflanzen ja wegfällt, so können sich eben auch alle durch Mutation entstandenen apomiktischen Einzeltypen konstant erhalten. So erklärt sich ja auch Murbeck (1901, p. 36) „die merkwürdige Konstanz der Alchimillen“.

Darin liegt die Annahme, daß parthenogenetisch oder apogam gewordene Pflanzen nicht mehr mutieren oder variieren könnten. Tatsächlich findet auch bei den parthenogenetischen Alchimillen „eine solche Mutation nicht mehr statt, es zeichnen sich vielmehr die vorhandenen Arten durch große Beständigkeit ihrer auch noch so unbedeutenden Merkmale aus“ (Strasburger 1905, p. 155, wo auch Beispiele dafür angeführt sind). Doch fügt Strasburger mit Recht hinzu, daß die Mutation durchaus nicht notwendig mit dem Eintritt des Geschlechtsverlustes ihr Ende nehmen müsse, nur könnte sie sich weiterhin nur auf vegetativem Wege, durch Vermittlung von Ausläufern und der apogam erzeugten Samen, äußern.

Hier könnten vergleichende Kulturversuche von Pflanzen, die aus parthenogenetisch entstandenem, und von solchen, die aus sexuell erzeugtem Samen erzogen wurden, und deren Variabilität und even-

tuelle Mutation vergleichend beobachtet werden, wichtige und interessante Ergebnisse haben. Vielleicht wären *Thalictrum purpurascens* oder manche Hieracien oder einige der apogamen oder parthenogenetischen Farne ein für solche Versuche geeignetes Material.

Dabei wäre im Sinne unserer Auffassung der Parthenogenesis zu beachten, daß apomiktisch entstandene Samen und Ausläufer in ihrer Bedeutung für die Übertragung der spezifischen und individuellen Merkmale nicht gleichwertig sind, wie Strasburger das will. Wir haben schon früher (vgl. p. 399) kurz darauf hingewiesen, als wir die Tatsache besprachen, daß aus parthenogenetisch entstandenem Samen diöischer Pflanzen auch männliche Individuen hervorgehen können. Bei rein propagativer Vermehrung wäre das so gut wie ausgeschlossen.

Da also nach unserer Ansicht auch die diploide Eizelle wie die haploide eine Zelle sui generis ist, die keineswegs einer beliebigen Körperzelle gleichwertig ist, so müssen auch die aus ihr sich bildenden neuen Individuen noch mutations- und variationsfähig sein, auch abgesehen von der Möglichkeit der Mutation auf rein vegetativem Wege. Und daß dem so ist oder wenigstens so sein kann, wird dadurch wahrscheinlich, daß ja, wie wenigstens für einige somatisch parthenogenetische Pflanzen nachgewiesen ist (vgl. p. 369, 373, 378), bei der Entwicklung der diploiden Eizelle in ihrem Kerne gerade einige derjenigen Vorgänge noch beibehalten worden sind, die nach einer weit verbreiteten Auffassung maßgebend sind für die Eigenschaften der künftigen Generation. Diese Vorgänge sind die Prophasen der Reduktionsteilung, vor allem die Synapsis und die Diakinese, und sie finden eben ausschließlich bei den Teilungen der Gonotokontenkerne statt, bei keiner der zahllosen sonst im Verlaufe der Ontogenese vor sich gehenden Karyokinesen finden sie sich wieder. Man nimmt nun (vgl. z. B. de Vries 1903b; Strasburger 1905, p. 37 ff.) an, daß während dieser Vorgänge zwischen den bis dahin getrennt voneinander durch alle Körperzellen hindurchgegangenen durch die Befruchtung zusammengebrachten väterlichen und mütterlichen Chromosomen ein Austausch von Erbinheiten stattfindet, wodurch erreicht wird, daß in den Sporenkernen eine große Mannigfaltigkeit der Kombination hinsichtlich des Ursprungs der Pangene oder wie man die Erbinheiten sonst nennen will, herrschen kann. „Somit ist die Vereinigung der Geschlechtskerne in den Eiern nicht das letzte Wort der Befruchtung“ (Strasburger 1905, p. 38), sondern erst die Verschmelzung der entsprechenden väterlichen und mütterlichen Chromosomen, und die geht eben während der vorbereitenden Stadien der Reduktionsteilung vor sich. Diese sind daher nach der eben skizzierten Anschauung diejenigen Stadien, in denen in erster Linie entschieden wird, welche Eigenschaften von den bei beiden Eltern vorhandenen

den Keimzellen für die Gestaltung der künftigen Generation mitgegeben werden.

Es ist nun gewiß beachtenswert, daß bei somatisch parthenogenetischen Gewächsen gerade diese Stadien beibehalten werden (bei *Taraxacum officinale* geht der Embryosackmutterkern ja sogar noch in die Diakinese ein; vgl. p. 378). Das bleibt beachtenswert, auch wenn man die eben entwickelte Ansicht über die Bedeutung der fraglichen Stadien der Reduktionsteilung nicht in allem teilt. Warum der Kern der Makrosporenmutterzelle bei *Taraxacum* und *Alchimilla* — und es ist sehr wahrscheinlich, daß sich das auch für andere somatisch parthenogenetische Pflanzen verallgemeinern läßt — die Prophasen der Reduktionsteilung noch durchmacht, die er doch nicht vollendet, ist nicht recht verständlich, gewinnt aber hohe Bedeutung, wenn man im Sinne der angeführten Anschauung annimmt, daß so auch bei apomiktischen Organismen noch eine Neukombination von Erbeinheiten ermöglicht wird.

Denn es ist klar, daß, wenn die Amphimixis einmal ungezählte Generationen hierdurch ungestört vor sich gegangen ist, daß Keimplasma von einem bestimmten Momente an eine Mannigfaltigkeit in der Zusammensetzung aus Erbeinheiten verschiedener individueller Herkunft aufweisen muß, die nicht mehr zu übertreffen ist, da eben dann jede Einheit einen individuell spezifischen Stammbaum besitzt. Von diesem Momente an aber wird, selbst wenn fürderhin die Amphimixis ausbleibt, doch noch die Möglichkeit vorhanden sein, eine ungeheuer große Anzahl der verschiedensten Erbeinheits-Kombinationen zu schaffen, wofern nur bei der Entstehung der neuen Generation diejenigen Vorgänge nicht ausgeschaltet werden, durch die die Neukombination erfolgt. Und gerade das trifft ja bei denjenigen somatisch parthenogenetischen Pflanzen zu, bei denen der Makrosporenmutterkern noch einen Anlauf zur heterotypischen Teilung nimmt. Vielleicht wird es so verständlich, warum er das überhaupt noch tut.

Selbstverständlich ist dies ein rein hypothetischer Erklärungsversuch, der mit der Richtigkeit der angeführten Ansicht über die Bedeutung von Synapsis und Diakinese für die Neukombinierung der Erbeinheiten steht und fällt.

Wie man sich aber auch zu ihm stellen möge, die Tatsache bleibt bestehen, daß sich in den Kernen der diploiden Eizellen oder in denen ihrer Mutterzellen Vorgänge abspielen, die in allen anderen Kernen nicht vor sich gehen, und die sehr wahrscheinlich für die Vererbung von Bedeutung sind. Auch daraus erhellt wieder, daß die diploide Eizelle nicht ohne weiteres gewöhnlichen Körperzellen vergleichbar ist, auch nicht hinsichtlich der Mutations- und Variationsfähigkeit der aus ihnen hervorgehenden Abkömmlinge.

Tübingen, Botanisches Institut, 6. März 1908.

Nachtrag.

Zu p. 309: E. Strasburger [Einiges über Characeen und Amitose. Wiesner-Festschrift, Wien 1908, p. 24—47] fand bei *Chara crinita* dieselbe Chromosomenzahl 18 wie bei der sexuell gebliebenen *Ch. fragilis*; er hält die oogonientragende Generation für die haploide, sieht also die Parthenogenesis der *Ch. crinita* als generative in unserem Sinne an. Auch er nimmt an, daß normal die Reduktionsteilung beim ersten Teilungsschritt der Characeenzygote sich vollzieht. Wenn er freilich (l. c., p. 39) meint, daß daher die Parthenogenesis bei *Chara crinita* „auf nicht allzu große Schwierigkeiten stoßen wird“, denn „es braucht nur die Reduktionsteilung bei der Keimung der Azygote ausgeschaltet zu werden, für die auszubildende haploide Generation wäre ja die erforderliche Zahl von Chromosomen da“, — so ist demgegenüber an unsere Erörterungen auf p. 409 zu erinnern und überdies zu fragen, warum denn, wenn der Eintritt der Parthenogenesis bei *Chara* wirklich so verhältnismäßig leicht war, er doch nur bei der einen Art *crinita* erfolgt ist.

Zu p. 322: An *Humaria granulata* scheint sich [nach E. T. Welsford, Fertilisation in *Ascobolus furfuraceus* Pers. (New Phytologist, Bd. 6, 1907, p. 156—161; ref. im Botan. Centralbl., Bd. 107, 1908, p. 322)] *Ascobolus furfuraceus* insofern unmittelbar anzuschließen, als bei ihm ebenfalls keine Antheridien mehr entstehen und im Ascogon parthenomiktische Kernverschmelzungen stattfinden.

Zu p. 327: Die Parthenokarpie von *Cycas revoluta* L. wurde von A. Usteri [Parthenocarpia do *Cycas revoluta* L. (Rev. da Soc. scien. de Sao Paulo, 1906, p. 177—179; ref. in Just's Jahresber., Bd. 34, 2. Abt., p. 75)] cytologisch untersucht mit dem Ergebnis, daß das unbefruchtete Ei sich dabei einige Male teilen kann, ohne daß es aber zur Entwicklung eines Embryos käme. Es lägen also Anfänge zu einer — wohl zweifellos generativen — Parthenogenesis vor.

Zu p. 403 ff.: In einer sehr wichtigen Arbeit berichten J. u. W. Docters van Leeuwen-Reijnvaan [Über eine zweifache Reduktion bei der Bildung der Geschlechtszellen und darauf folgende Befruchtung mittels zwei Spermatozoiden und über die Individualität der Chromosomen bei einigen Polytrichumarten. (Rec. d. Trav. botan. Néerlandais, Bd. 4, 1907, p. 1—44)], daß bei *Polytrichum* der Sporophyt 12, der Gametophyt 6 und die reifen Keimzellen 3 Chromosomen haben. Sowohl bei der Keimzell-, wie bei der Sporenbildung tritt also je eine Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte ein. Vor

der Befruchtung wird die Chromosomenzahl des Eies dadurch wieder auf 6 erhöht, daß sein Kern mit dem der Bauchkanalzelle verschmilzt, und das nun 6-chromosomige Ei wird durch zwei je 3-chromosomige Spermatozoen befruchtet, wodurch die Chromosomenzahl 12 des Sporogons wieder hergestellt wird.

Da wir hier zweifellos drei als die haploide Chromosomenzahl betrachten, den Gametophyten also als diploide und den Sporophyten als tetraploide Generation ansehen müssen, so beweist diese merkwürdige Entdeckung, falls sie sich bestätigt, direkt die Befruchtungsfähigkeit der diploiden Eizelle. Überdies ist sie ein Hinweis darauf, daß in der Tat mehrfache Verdoppelungen der Chromosomen bestehen, wie wir sie ähnlich p. 411 supponiert haben.

Literaturverzeichnis.

Arbeiten, die ich nicht im Original einsehen konnte, sind mit einem Stern gekennzeichnet.

- 1) **Allen, Ch. E.** (1905), Die Keimung der Zygote bei Coleochaete. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch., Bd. 23, 1905, p. 285—292.
- 2) **Andersson, G.**, och **Hesselman, H.** (1900), Bidrag til kännedom om Spetsbergens och Beeren Eilands kärlväxtflora. Bih. till Svensk Vet.-Akad. Handl., Bd. 26 Afd. 3 Nr. I. 1900.
- 3) **Arcangeli, G.** (1876), Sulla Pilularia e la Salvinia. Nuovo giorn. botan. ital., Bd. 8. 1876.
- 4) **Bainier, G.** (1883), Sur les zygosporées des Mucorinées. Ann. d. sciences natur., 6. sér., Botan., T. 15, 1883, p. 342—356.
- 5) **Bary, A. de** (1878), Über apogame Farne und die Erscheinung der Apogamie im Allgemeinen. Botan. Zeitung, Bd. 36, 1878, p. 449.
- 6) — (1884), Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozen und Bakterien. Leipzig 1884.
- 7) **Baur, E.** (1901), Die Anlage und Entwicklung einiger Flechtenapothecien. Florá, Bd. 88, 1901, p. 319—332.
- 8) — (1904), Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Flechtenapothecien. I. Botan. Zeitung, Bd. 62, 1904, 1. Abt., p. 21—44.
- *9) **Beck von Managetta, G.** (1901), Neue Beobachtungen über Parthenogenesis im Pflanzenreiche. Lotos, N. F., Bd. 21, 1901, p. 151—153.
- 10) **Berthold, G.** (1881), Die geschlechtliche Fortpflanzung der eigentlichen Phaeosporeen. Mitteil. d. zool. Station zu Neapel, Bd. 2, 1881, p. 401—412.
- 11) **Bitter, G.** (1904), Parthenogenesis und Variabilität der Bryonia dioica. Abhandl. d. Naturwiss. Vereins Bremen, Bd. 18, 1904, p. 99—107.
- 12) **Blackman, V. H.** (1904), On the fertilization, alternation of generations and general cytology of the Uredineae. Ann. of Botany, Bd. 18, 1904, p. 323—374.

- 13) *Blackman, V. H.*, and *Fraser, H. I. C.* (1905), On the Sexuality and Development of the Ascocarp of *Humaria granulata* Quél. Proc. of the Royal Soc. London, Ser. B. Bd. 77, 1905/6, p. 351—368.
- 14) *Bonavia, E.* (1890), Fertilization without pollen. Gard. Chronicle, 3. ser., Bd. 8, 1890, p. 295.
- 15) *Boveri, Th.* (1889), Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. zu München, Bd. 5, 1889, p. 73.
- 16) *Braun, A.* (1857), Über Parthenogenesis bei Pflanzen. Abhandl. d. kgl. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, Phys. Kl., 1856, p. 311—376.
- 17) — (1860), Über Polyembryonie und Keimung von *Caelebogyne*. Ebenda, 1859, p. 109—263.
- 18) *Brizi, U.* (1892), Appunti di teratologia briologica. Annuario del Ist. botan. di Roma. Bd. 5, 1892, p. 53—57.
- 19) *Buysman, M.* (1892), *Morus nigra*. Gartenflora, Bd. 41, 1892, p. 529.
- 20) *Campbell, D. H.* (1905), Studies on Araceae. III. Ann. of Botany, Bd. 14, 1905, p. 329—345.
- 21) *Candolle, A. de* (1905), La parthénogenèse chez les plantes d'après les travaux récents. Arch. d. Sciences phys. et natur., 4. pér., T. 19, 1905, p. 259—272.
- 22) *Carrière, E. A.* (1881), Fructification du *Pandanus furcatus*. Rev. horticole, T. 53, 1881, p. 174—176.
- 23) *Cavara, F.* (1898), Ricerche sullo sviluppo del frutto della *Thea chinensis* Sims. Boll. della Soc. botan. ital. 1898, p. 238—241.
- 24) *Chamberlain, Ch. J.* (1897), Contribution to the life history of *Salix*. Botan. Gazette, Bd. 23, 1897, p. 147—179.
- 25) — (1905), Alternation of generations in animals from a botanical standpoint. Ebenda, Bd. 39, 1905, p. 137—144.
- 26) *Chauveaud, G.* (1892), Sur la fécondation dans les cas de polyembryonie. Reproduction chez le Domppte-venin. Paris 1892.
- 27) *Chodat, R.*, et *Bernard, C.* (1900), Sur le sac embryonnaire de *Helosia guyanensis*. Journ. de Botanique, T. 14, 1900, p. 72.
- 28) *Cienkowski, L.* (1876), Über die Morphologie der Ulotricheen. Bull. de l'Acad. des sciences de St. Pétersbourg, Bd. 21, 1876, p. 529.
- 29) *Claußen, P.* (1906), Über neuere Arbeiten zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., Bd. 24, 1906, p. (11)—(38).
- 30) — (1907), Zur Kenntnis der Kernverhältnisse von *Pyronema confluens*. V. M. Ebenda, Bd. 25, 1907, p. 586—590.
- *31) *Cook, A. J.* (1895), Parthenogenesis among plants. Rural Californian, Bd. 18, 1895, p. 237—238.
- 32) *Correns, C.* (1899), Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge. Jena 1899.
- 33) — (1905), Gregor Mendel's Briefe an Carl Naegeli. Abhandl. d. math.-phys. Klasse d. kgl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch., Bd. 29, 1905, p. 189—265.
- 34) — (1907), Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen. Berlin 1907.
- *35) *Coulter, J. M.* (1902), Parthenogenesis in seed plants. Science, N. S., Bd. 15, 1902, p. 462—463.
- 36) — and *Chamberlain, C. J.* (1904), Morphology of Angiosperms. London 1904.
- 37) *Cunningham, D. D.* (1888), On the phenomena of fertilization in *Ficus Roxburghii* Wall. Ann. of the Roy. Botan. Garden Calcutta, Bd. 1. 1888. Appendix, p. 15—47.

- 38) *Dachnowski, A.* (1907), Zur Kenntnis der Entwicklungs-Physiologie von *Marchantia polymorpha*. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. 44, 1907, p. 254—286.
- 39) *Dangeard, P. A.* (1906), La fécondation nucléaire chez les Mucorinées. Comptes rendus de l'Ac. d. sciences Paris, T. 142, 1906, p. 645—646.
- 40) *Davis, B. M.* (1903), Oogenesis in *Saprolegnia*. Botan. Gazette, Bd. 35, 1903, p. 233—249, 320—349.
- 41) — (1905), Studies in the plant cell. VII. Americ. Naturalist, Bd. 39, 1905, p. 555—599.
- 42) *Day, D. F.* (1896), Parthenogenesis in *Thalictrum Fendleri*. Botan. Gazette, Bd. 22, 1896, p. 241.
- 43) *Debski, Br.* (1897), Beobachtungen über Kernteilungen bei *Chara fragilis*. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. 30, 1897, p. 227—248.
- 44) — (1898), Weitere Beobachtungen an *Chara fragilis* Desv. Ebenda, Bd. 32, 1898, p. 635—670.
- 45) *Delage, Y.* (1899), Etudes sur la mérogonie. Arch. de zoologie expér. et gén., 3. sér., T. 7, 1899, p. 383.
- 46) *Digby, L.* (1905), On the Cytology of Apogamy and Apospory. II. Preliminary Note on Apospory. Proceed. of the Roy. Soc. London, Ser. B, Bd. 76, 1905, p. 463—467.
- 47) *Dingler, H.* (1906), Fakultative parthenogenetische Fortpflanzung bei *Rosa rubiginosa*? Mitt. d. naturw. Vereins zu Aschaffenburg, Bd. 5, 1906, p. 39.
- 48) — (1907), Versuch einer Erklärung gewisser Erscheinungen in der Ausbildung und Verbreitung der wilden Rosen. Ebenda, Bd. 6, 1907, p. 1—38.
- 49) *Dodel, A.* (1876), *Ulothrix zonata*, ihre geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. 10, 1876, p. 417—550.
- 50) *Druery, Ch. T.* (1901), A résumé of fern phenomena discovered in the nineteenth century. Gard. Chronicle, 3. ser., Bd. 29, 1901, p. 199—200.
- 51) *Eichler, A. W.* (1878), Blüthendiagramme. Bd. 2. Leipzig 1878.
- 52) *Eisen, G.* (1896), Biological Studies on Figs, Caprifigs and Caprifigation. Proceed. of the Californ. Acad. of Sciences, Sec. ser., Bd. 5, 1896, p. 897—1003.
- 53) *Engler, A.*, (1904), Syllabus der Pflanzenfamilien. 4. Aufl. Berlin 1904.
- 54) *Ernst, A.* (1886), A new case of parthenogenesis in the vegetable kingdom. Nature, Bd. 34, 1886, p. 549—552.
- 55) *Ewert, R.* (1906), Blütenbiologie und Tragbarkeit unserer Obstbäume. Landw. Jahrb., Bd. 35, 1906, p. 259—287.
- 56) — (1907), Die Parthenokarpie oder Jungfernerfrüchtigkeit der Obstbäume und ihre Bedeutung für den Obstbau. Berlin 1907.
- 57) *Fairchild, D. G.* (1897), Über Kerntheilung und Befruchtung bei *Basidiobolus ranarum* Eidam. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. 30, 1897, p. 285—296.
- 58) *Farmer, J. B.*, and *Digby, L.* (1907), Studies in Apospory and Apogamy in Ferns. Ann. of Botany, Bd. 21, 1907, p. 161—199.
- 59) *Farmer, J. B.*, *Moore, T. E. S.*, and *Digby, L.* (1903), On the Cytology of Apogamy and Apospory. I. Preliminary Note on Apogamy. Proceed. of the Roy. Soc. London, Bd. 71, 1903, p. 453—457.
- 60) *Farlow, W. G.* (1874), An Asexual Growth from the Prothallus of *Pteris cretica*. Quart. Journal of microsc. Science, Bd. 14, 1874, p. 266—271.
- 61) *Fick, R.* (1907), Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastard-Regeln. Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 16, 1907, p. 1—140.
- 62) *Fischer, A.* (1880), Zur Embryosackentwicklung einiger Angiospermen. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 14, 1880, p. 90—132.

- 63) *Fischer, A.* (1892), *Phycomycetes*. Leipzig 1892.
- *64) *Fischer, L.* (1879), Die Erscheinung der pflanzlichen Parthenogenesis. Mitt. d. naturf. Gesellsch. Bern a. d. Jahr 1879, Bern 1880, Sitzb., p. 4.
- 65) *Focke, W. O.* (1881), *Die Pflanzen-Mischlinge*. Berlin 1881.
- 66) — (1890), Versuche und Beobachtungen über Kreuzung und Fruchtausatz bei Blütenpflanzen. Abh. d. naturf. Ver. Bremen, Bd. 11, 1890, p. 412—422.
- 67) *Francé, R.* (1894), Die Polytoemen, eine morphologisch-entwicklungsgeschichtliche Studie. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. 26, 1894, p. 295—378.
- 68) *Fraser, H. C. J.* (1907), On the Sexuality and Development of the Ascocarp in *Lachnea Stercorea* Pers. Ann. of Botany, Bd. 21, 1907, p. 349—360.
- 69) — (1908), Contributions to the Cytology of *Humaria rutilans* Fries. Ebenda, Bd. 22, 1908, p. 35—55.
- 70) *Fünfstück, M.* (1884), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lichenen. Jahrb. d. kgl. botan. Gartens u. botan. Museums zu Berlin, Bd. 3, 1884, p. 15—174.
- 71) *Furlani, J.* (1905), Zur Embryologie von *Colchicum autumnale*. Österr. botan. Zeitschr., Bd. 54, 1905, p. 318.
- 72) *Ganong, W. F.* (1898), On polyembryony and its morphology in *Opuntia vulgaris*. Botan. Gazette, Bd. 25, 1898, p. 221.
- 73) *Gard, M.* (1903), Etudes anatomiques sur les Vignes et leurs Hybrides artificiels. Act. Soc. Linn. Bordeaux, Sér. 6, T. 8, 1903, p. 185—319.
- 74) *Gasparrini, G.* (1846), Notes sur l'origine de l'embryon dans les graines des plantes phanérogames. Ann. d. sciences natur., 3. sér., Botan., T. 5, 1846, p. 305—312.
- 75) *Gates, R. R.* (1907), Hybridization and germ cells of *Oenothera* mutants. Botan. Gazette, Bd. 44, 1907, p. 1—21.
- 76) *Gärtner, J.* (1788), *De fructibus et seminibus plantarum*. Bd. 1. Stuttgart 1788.
- 77) *Gärtner, C. F.* (1844), Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommeneren Gewächse. Stuttgart 1844.
- 78) — (1849), Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. Stuttgart 1849.
- 79) *Giard, A.* (1899), Parthénogèse de la macrogamète et de la microgamète des organismes pluricellulaires. Cinquantenaire de la Soc. de Biol. Vol. jubil. 1899, p. 654.
- 80) — (1901), Pour l'histoire de la mérogonie. Comptes rendus de la Soc. de Biol., T. 53, 1901, p. 875—877.
- 81) — (1903), Les faux hybrides de Millardet et leur interprétation. Ebenda, T. 55, 1903, p. 779—782.
- 82) *Godlewski, E., jun.* (1906), Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoiden-Familie. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen. Bd. 20, 1906, p. 574—643.
- 83) *Göbel, K.* (1879), Über Sproßbildung auf *Isoetes*blättern. Botan. Zeitung, Bd. 37, 1879, p. 1—6.
- 84) — (1904), Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien. Biol. Centralblatt, Bd. 24, 1904, p. 673.
- 85) — (1907), Experimentell-morphologische Mitteilungen. Sitz.-Ber. d. bay. Akad. d. Wiss. zu München, math.-phys. Kl., Bd. 37, 1907, p. 119—138.
- 86) *Götz, G.* (1899), Über die Entwicklung der Eiknospe bei den Characeen. Botan. Zeitung, Bd. 57, 1899, 1. Abt., p. 1—13.
- *87) *Greene, E. L.* (1898), Parthenogenesis in common plants. The plant world, Bd. 1, 1898, p. 102—103.

- 88) *Guérin, P.* (1904), Les connaissances actuelles sur la fécondation chez les phanérogames. Paris 1904.
- 89) *Handel-Mazetti, H. von* (1907), Monographie der Gattung *Taraxacum*. Leipzig u. Wien 1907.
- 90) *Harper, R. A.* (1895), Die Entwicklung des Peritheciiums bei *Sphaerotheca Castagnei*. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch., Bd. 13, 1895, p. 475.
- 91) — (1900), Sexual reproduction in *Pyronema confluens* and the morphology of the ascocarp. Ann. of Botany, Bd. 14, 1900, p. 321—400.
- 92) *Hegelmaier, F.* (1897), Zur Kenntnis der Polyembryonie von *Allium odorum* L. Botan. Zeitung, Bd. 55, 1897, 1. Abt., p. 133—140.
- 93) — (1901), Über einen neuen Fall von habitueller Polyembryonie. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., Bd. 19, 1901, p. 488—499.
- 94) — (1903), Zur Kenntnis der Polyembryonie von *Euphorbia dulcis* Jacq. Ebenda, Bd. 21, 1903, p. 6—19.
- 95) — (1906), Alchimillen (des schwäbischen Jura. Jahresh. d. Vereins f. vaterl. Naturk. in Württemberg, Bd. 62, 1906, p. 1—12.
- 96) *Hertwig, O. u. R.* (1887), Experimentelle Studien am thierischen Ei. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 20, 1887, p. 120 u. 477.
- 97) *Hewat, C. G.* (1906), Cytological aspects of parthenogenesis in insects. Mem. of Manchester Lit. a. Phil. Soc., Bd. 50. 1906.
- 98) *Heyer, F.* (1883), Untersuchungen über das Verhältnis der Geschlechter bei einhäusigen und zweihäusigen Pflanzen. Diss. Halle 1883.
- 99) *Hurst, C. C.* (1899), Experiments on Hybridisation and Cross-Breeding. Gard. Chronicle, 3. ser., Bd. 26, 1899, p. 55.
- 100) — (1903), Recent Experiments in the Hybridisation of Orchids. Ebenda, Bd. 34, 1903, p. 226.
- 101) *Jaensch, O.* (1905), Beitrag zur Embryologie von *Ardisia crispa* A. DC. Diss. Breslau 1905.
- 102) *Jeffrey, E. C.* (1896), The gametophyte of *Botrychium virginianum*. Transact. of the Canad. Inst. 1896—1897. S.-A. 32 pp.
- 103) *Juel, O.* (1898), Parthenogenesis bei *Antennaria alpina* (L.) R. Br. V. M. Botan. Centralbl., Bd. 74, 1898, p. 369—372.
- 104) — (1900), Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*. Kgl. svenska Vetensk.-Akad. Handl., Bd. 33, No. 5, 1900, p. 1—39.
- 105) — (1902), Über Zellinhalt, Befruchtung und Sporenbildung bei *Dipodascus*. Flora, Bd. 91, 1902, p. 47—55.
- 106) — (1903), Zur Entwicklungsgeschichte des Samens von *Cynomorium*. Botan. Centralbl., Beihefte, Bd. 13, 1903, p. 194—202.
- 107) — (1904), Die Tetradenteilung in der Samenanlage von *Taraxacum*. V. M. Arkiv f. Botanik, Bd. 2, No. 4. 1904.
- 108) — (1905), Die Tetradenteilungen bei *Taraxacum* und anderen Cichoriaceen. Kgl. svenska Vet.-Akad. Handlingar, Bd. 39, 1905, No. 4.
- 109) *Karsten, G.* (1900), Die Auxosporenbildung bei den Gattungen *Cocconeis*, *Suriella* und *Cymatopleura*. Flora, Bd. 87, 1900, p. 253—283.
- 110) *Kerner, A.* (1876), Parthenogenesis bei einer angiospermen Pflanze. Sitz.-Ber. d. math.-nat. Classe d. Akad. d. Wissensch. zu Wien, Abt. I, Bd. 74, 1876, p. 469.
- 111) — (1896), Pflanzenleben. 2. Aufl. 2 Bde. Leipzig 1896.
- 112) *King, G.* (1887), On the fertilization of *Ficus hispida*: a problem in vegetable physiology. Scientif. Memoirs by medic. officers of the army of India. 1887.

- 113) **Kirchner, O.** (1904a), *Taxus baccata*. In Kirchner, Loew und Schröter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd. 1, Lief. 1. Stuttgart 1904.
- 114) — (1904b), Parthenogenesis bei Blütenpflanzen. Ber. d. deutschen botan. Gesellschaft., Bd. 22, 1904, p. (83)—(97).
- 115) — (1905), Parthenogenesis bei Blütenpflanzen. Jahresh. d. Vereins f. vaterl. Naturk. in Württemberg, Bd. 61, 1905, p. LIII—LIV.
- 116) **Klebs, G.** (1896), Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.
- 117) — (1899), Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. II. *Saprolegnia mixta* de Bary. Jahrb. f. wissenschaft. Botanik, Bd. 33, 1899, p. 513—593.
- 118) (**Klotzsch**) (1857), Die sogenannte Parthenogenesis von *Caelebogyne ilicifolia*. Bonplandia, 1857, p. 209.
- 119) **Kostanecki, K.** (1904), Cytologische Studien an künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von *Maera*. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 64. 1904.
- *120) **Kuckuck, M.** (1907), Es gibt keine Parthenogenesis. Allgemein verständliche wissenschaftliche Beweisführung. Herausgegeben von F. Dickel. Leipzig 1907.
- 121) **Lang, W. H.** (1901), On Apospory in *Anthoceros laevis*. Ann. of Botany, Bd. 15, 1901, p. 503—510.
- *122) **Leavitt, R. G., and Spalding, L. J.** (1905), Parthenogenesis in *Antennaria*. *Rhodora*, Bd. 7. 1905.
- 123) **Lidforss, B.** (1905), Studier öfver artbildningen inom släktet *Rubus*. Ark. f. Botanik, Bd. 4, 1905, No. 6.
- 124) — (1907), Studier öfver artbildningen inom släktet *Rubus*. II. Ebenda, Bd. 6, 1907, No. 16.
- 125) **Limpricht, G.** (1890), Die Laubmoose Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Bd. 1. 1890.
- 126) **Loeb, J.** (1906), Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906.
- 127) **Löw, E.** (1894), Blütenbiologische Floristik. Stuttgart 1894.
- 128) **Lombard-Dumas** (1904), Variations sexuelles de *Aucuba japonica*. Bull. de la Soc. Bot. de France, Bd. 51, 1904, p. 210—213.
- 129) **Longo, B.** (1905), Acrogamia aporogama nel Fico domestico (*Ficus carica* L.). Nota prel. Ann. di Botanica, Bd. 3, 1905, p. 14—17.
- 130) **Lotsy, J. P.** (1899), *Balanophora globosa* Jungh., eine wenigstens örtlich verwittwete Pflanze. Ann. du Jardin botan. de Buitenzorg, T. 16, 1899, p. 174—186.
- 131) — (1901), *Rhopalocnemis phalloides* Jungh., a morphological-systematical study. Ebenda, Bd. 17, 1901, p. 73—101.
- 132) — (1903), Parthenogenesis bei *Gnetum Ula* Brogn. Flora, Bd. 92, 1903, p. 397—404.
- 133) — (1905), Die x-Generation und die 2x-Generation. Biol. Centralbl., Bd. 25, 1905, p. 97—117.
- 134) — (1907), Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Bd. 1. Algen und Pilze. Jena 1907.
- 135) **Massart, J.** (1902), Sur la pollination sans fécondation. Bull. du jard. botan. de l'état à Bruxelles. Bd. 1, 1902, Fasc. 3.
- 136) **McCallum, W. B.** (1905), Regeneration in plants. Botan. Gazette, Bd. 40, 1905, p. 97—120, 241—263.
- 137) **Marchal, El. et Em.** (1907), Aposporie et sexualité chez les mousses. Bull. de la classe d. sciences de l'Acad. roy. de Belg. 1907, p. 765—789.

- 138) *Meehan, Th.* (1899), Contributions to the life-history of plants. No. XIII. 7. Parthenogenesis. Proceed. of the Acad. of natur. Sciences of Philadelphia. 1899, p. 97—99.
- 139) *Meves, F.* (1907), Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.), nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 70, 1907, p. 414—491.
- 140) *Migula, W.* (1894), Die Characeen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Leipzig 1897.
- 141) *Millardet, A.* (1894), Note sur l'hybridation sans croisement ou fausse hybridation. Mém. de la Soc. d. Sciences phys. et natur. de Bordeaux, 4. sér. T. 4, 1894, p. 347—372.
- 142) — (1901), Note sur la fausse hybridation chez les Ampélidées. Revue de Viticulture, T. 16, 1901, p. 677—680.
- 143) *Möller, A.* (1887), Über die Cultur flechtenbildender Ascomyceten ohne Algen. Unters. a. d. botan. Inst. d. k. Akad. zu Münster i. W. 1887, p. 52.
- 144) — (1888), Über die sogenannten Spermatien der Ascomyceten. Botan. Zeitung, Bd. 46, 1888, p. 421—425.
- 145) *Mori, A.* (1880), Circa la partenogenesi della *Datisca cannabina*. Nuovo giorn. botan. ital., Bd. 12, 1880, p. 371.
- 146) *Müller-Thurgau, H.* (1903), Die Folgen der Bestäubung bei Obst- und Reblüthen. VIII. Bericht d. Züricher botan. Gesellsch. 1901—1903, p. 45—63.
- 147) *Murbeck, Sv.* (1897), Om vegetativ embryobildning hos flertalet Alchemillar och den förklaring öfver formbeständigheten inom släktet, som densamma innebär. Botan. Notiser. 1897.
- 148) — (1901), Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchemilla*. Lunds Univ. Arsskrift, Bd. 36. Afd. 2. No. 7. 1901.
- 149) — (1902), Über Anomalien im Baue des Nucellus und des Embryosackes bei parthenogenetischen Arten der Gattung *Alchemilla*. Ebenda, Bd. 38. Afd. 2. No. 2. 1902.
- 150) — (1904), Parthenogenese bei den Gattungen *Taraxacum* und *Hieracium*. Botan. Notiser. 1904.
- 151) *Nathansohn, A.* (1900), Über Parthenogenesis bei *Marsilia* und ihre Abhängigkeit von der Temperatur. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch., Bd. 18, 1900, p. 99—109.
- *152) *Nathorst, A. G.* (1900), Parthenogenesis hos fanerogama växter. Stockholm 1900. 13 pp.
- 153) *Nelson, E.* (1902), Notes on certain species of *Antennaria*. Botan. Gazette, Bd. 43, 1902, p. 114—124.
- 154) *Němec, B.* (1902, 1903), Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen. I. II. III. Sitzungsber. d. kgl. böhm. Gesellsch. d. Wissensch., 1902, No. LIX. 1903, No. XXVII und No. XLII.
- 155) *Noll, F.* (1902), Über Fruchtbildung ohne vorausgegangene Bestäubung (Parthenocarpie) bei der Gurke. Sitzungsber. d. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilk. zu Bonn. 1902. S.-A.
- 156) *Odeil* (1904), Parthenogenesis in *Datisca cannabina*. Gard. Chronicle, 3. ser., Bd. 36, 1904, p. 134.
- 157) *Olive, E. W.* (1906), Cytological studies on the Entomophthoreae. I. The morphology and development of *Empusa*. Botan. Gazette, Bd. 41, 1906, p. 192—208.
- 158) *Oltmanns, F.* (1899), Über die Sexualität der *Ectocarpeen*. Flora, Bd. 86, 1899, p. 86—99.

- 159) *Oltmanns, F.* (1904), Morphologie und Biologie der Algen. 1. Bd. Spezieller Teil. Jena 1904.
- 160) — (1905), Morphologie und Biologie der Algen. 2. Bd. Allgemeiner Teil. Jena 1905.
- 161) *Ostenfeld, C. H.* (1904a), Zur Kenntnis der Apogamie in der Gattung Hieracium. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch., Bd. 22, 1904, p. 376—381.
- 162) — (1904b), Weitere Beiträge zur Kenntnis der Fruchtentwicklung bei der Gattung Hieracium. Ebenda, p. 537—541.
- *163) — (1906), Castration and Hybridisation Experiments with some Species of Hieracia. Botan. Tidsskr., Bd. 27, 1906, p. 225—248.
- 164) *Overton, J. B.* (1902), Parthenogenesis in *Thalictrum purpurascens*. Botan. Gazette, Bd. 33, 1902, p. 363—375.
- 165) — (1904), Über Parthenogenesis bei *Thalictrum purpurascens*. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch., Bd. 22, 1904, p. 274—283.
- 166) — (1906), The morphology of the ascocarp and spore-formation in the many-spored asci of *Thecotheus Pelletieri*. Botan. Gazette, Bd. 42, 1906, p. 450—492.
- 167) *Péchoutre, F.* (1902), Contribution à l'étude du développement de l'ovule et de la graine des Rosacées. Ann. d. sciences natur., 10. sér., Botan., T. 16, 1902, p. 1—158.
- 168) *Petrunkewitsch, A.* (1901), Die Richtungkörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 14. 1901.
- 169) *Pfeffer, W.* (1897), Pflanzenphysiologie. Bd. 1. Leipzig 1897.
- 170) *Phillips, E. F.* (1903), A review of parthenogenesis. Proceed. of the americ. philos. Soc. Philadelphia, Bd. 42, 1903, p. 275—345.
- 171) *Pirotta, R. e Longo, B.* (1901), Osservazioni e ricerche sul *Cynomorium coccineum*. Rendic. Acad. dei Lincei. Nuova serie., Bd. 9, 1900, p. 150—152.
- *172) *Poulsen, A.* (1906), *Sciaphila nana* Bl. Ein Beitrag zur Fruchtknotenbildung bei den Triuridaceen. Wissensch. Mitteil. d. naturgesch. Vereins in Kopenhagen. 1906.
- 173) *Pringsheim, N.* (1874), Weitere Nachträge zur Morphologie und Systematik der Saprolegnien. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. 9, 1873—1874, p. 191—234.
- 174) — (1878), Über Sprossung der Moosfrüchte und den Generationswechsel der Thallophyten. Ebenda, Bd. 11, 1878, p. 1—46.
- 175) *Raciborski, M.* (1896), Über den Einfluß äußerer Bedingungen auf die Wachstumsweise des *Basidiobolus ranarum*. Flora, Bd. 82, 1896, p. 107—132.
- 176) *Ramlow, G.* (1906), Zur Entwicklungsgeschichte von *Thelebolus stercoreus* Tode. Botan. Zeitung, Bd. 64, 1906, 1. Abt., p. 85—99.
- 177) *Raunkiaer, C.* (1903), Kimdannelse uden Befrugtning hos *Maelkebette*. Botan. Tidsskr., Bd. 25, 1903, p. 109—140.
- 178) — og *Ostenfeld, C. H.* (1903), Kastreringsførsøg med *Hieracium* og andre Cichorieae. Ebenda, p. 409—413.
- 179) *Regel, E.* (1859), Die Parthenogenesis im Pflanzenreiche. Mém. de l'Acad. impér. des Sciences de St.-Petersbourg. VII. sér., Bd. 1, 1859, Heft 2, p. 1—48.
- *180) *Riddle, L. W.* (1906a), Contributions to the cytology of the Entomophthoraceae. P. N. Rhodora, Bd. 8, 1906, p. 67—68.
- *181) — (1906b), On the cytology of the Entomophthoraceae. Proceed. of the americ. Acad. of Arts and Science, Bd. 42, 1906, p. 177—197.
- 182) *Ritzerow, H.* (1907), Über Bau und Befruchtung kleistogamer Blüten. Flora, Bd. 98, 1907, p. 163—212.

- 183) *Rosenberg, O.* (1906), Über die Embryobildung in der Gattung *Hieracium*. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch., Bd. 24, 1906, p. 157—161.
- 184) — (1907), Cytological Studies on the Apogamy in *Hieracium*. Botan. Tidsskrift, Bd. 28, 1907, p. 143—170.
- 185) *Rosenvinge, K.* (1883), Om *Spirogyra groenlandica* og dens Parthenosporedannelse. Ofversigt af k. Vetensk.-Acad. Förhandl. 1883. No. 8, p. 37—43.
- 186) *Roth, F.* (1907), Die Fortpflanzungsverhältnisse bei der Gattung *Rumex*. Diss. Bonn 1907.
- 187) *Ruhland, W.* (1900), Fortpflanzungsverhältnisse und Entwicklungsgang der Musci. In Engler-Prantl's Pflanzenfamilien. Teil I, 3. Abt.
- 188) *Sadebeck, R.* (1898), Pteridophyta. In Engler-Prantl's Pflanzenfamilien. Teil I, 4. Abt., 1898—1902.
- 189) *Schmidt, H.* (1907), Über die Entwicklung der Blüten und Blütenstände von *Euphorbia* L und *Diplocyathium* n. g. Botan. Centralbl., Beihefte, Bd. 22, I. Abt, 1907, p. 21—69.
- 190) *Schnegg, H.* (1902), Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Gunnera*. Flora, Bd. 90, 1902, p. 161—208.
- 191) *Schröder, Chr.* (1901), Blütenbiologische Untersuchungen an der Erbse (*Pisum sativum* L.) und der Bohne (*Phaseolus vulgaris* L.). Allg. Zeitschr. f. Entomologie, Bd. 6, 1901, p. 1—3.
- 192) *Shaw, W. R.* (1897), Parthenogenesis in *Marsilia*. Botan. Gazette, Bd. 24, 1897, p. 114.
- 193) *Shibata, K.* (1902), Experimentelle Studien über die Entwicklung des Endosperms bei *Monotropa*. V.M. Biol. Centralbl., Bd. 22, 1902, p. 705—714.
- 194) *Siebold, Th. von* (1856), Die wahre Parthenogenesis bei den Schmetterlingen und Bienen. 1856.
- 195) *Smith, J.* (1841), Notice of a Plant which produces Seeds without any apparent Action of Pollen. Transact. of the Linn. Soc. London, Bd. 18, 1841, p. 509—511.
- 196) *Solacolu, Th.* (1905), Sur les fruits parthénocarpiques. Comptes rendus de l'Acad. d. sciences, Bd. 141, 1905, p. 897—898.
- 197) *Solms-Laubach, H. Graf zu* (1882), Die Herkunft, Domestication und Verbreitung des gewöhnlichen Feigenbaums (*Ficus Carica* L.). Abh. d. kgl. Gesellsch. d. Wissensch. zu Göttingen, Bd. 28, 1882.
- 198) — (1907), Über unsere Erdbeeren und ihre Geschichte. Botan. Zeitung, Bd. 65, 1. Abt., 1902, p. 45—76.
- 199) *Stahl, E.* (1876), Über künstlich hervorgerufene Protonemabildung an dem Sporangium der Laubmoose. Botan. Zeitung, Bd. 34, 1876, p. 689—695.
- 200) *Strasburger, E.* (1877), Über Befruchtung und Zelltheilung. Leipzig 1877.
- 201) — (1878), Über Polyembryonie. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 12, 1878, p. 647—670.
- 202) — (1894), Über periodische Reduktion der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen. Biol. Centralbl., Bd. 14, 1894, p. 817.
- 203) — (1904), Die Apogamie der Eualchimillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. 41, 1905, p. 88—164.
- 204) — (1905), Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reich. Jena 1905.
- 205) — (1906), Zur Frage eines Generationswechsels bei Phaeophyceen. Botan. Zeitung, Bd. 64, 2. Abt., 1906, p. 1—7.
- 206) — (1907), Apogamie bei *Marsilia*. Flora, Bd. 97, 1907, p. 123—191.
- 207) *Taschenberg, O.* (1892), Historische Entwicklung der Lehre von der Parthenogenesis. Abhandl. d. naturf. Gesellsch. Halle, Bd. 17. 1892.

- 208) *Tieghem, Ph. van* (1896), Sur l'organisation florale des Balanophoracées. Bull. de la Soc. Botan. de France, Bd. 43, 1896, p. 295—309.
- 209) *Tischler, G.* (1903), Über Embryosack-Obliterationen bei Bastardpflanzen. Botan. Centralbl., Beihefte, Bd. 15, 1903, p. 408—420.
- 210) — (1906), Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei Ribes-Hybriden. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. 42, 1906, p. 545—578.
- 211) — (1907), Weitere Untersuchungen über Sterilitätsursachen bei Bastardpflanzen. V. M. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch., Bd. 25, 1907, p. 376—383.
- 212) — (1908), Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Arch. f. Zellforschung, Bd. 1, 1908, p. 33—151.
- 213) *Tretjakow, S.* (1895), Die Beteiligung der Antipoden in Fällen der Polyembryonie bei *Allium odorum* L. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch., Bd. 13, 1895, p. 13—17.
- 214) *Treub, M.* (1883), Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule. III et IV. Ann. du jardin botan. de Buitenzorg, T. 3, 1883, p. 120—128.
- 215) — (1898), L'organe femelle et l'apogamie du *Balanophora elongata*. Ebenda, Bd. 15, 1898, p. 1—22.
- 216) — (1902), L'organe femelle et l'embryogénèse dans le *Ficus hirta* Vahl. Ebenda, 2. sér., T. 3, 1902, p. 124—157.
- 217) — (1905), L'apogamie de *Elatostema acuminatum* Brongn. Ebenda, 2. sér., T. 5, 1905, p. 141—152.
- 218) *Tröndle, A.* (1907), Über die Kopulation und Keimung von *Spirogyra*. Botan. Zeitung, Bd. 65, 1907, 1. Abt., p. 187—216.
- 219) *Trow, A. H.* (1904), On Fertilization in Saprolegnieae. Ann. of Botany, Bd. 18, 1904, p. 541—570.
- 220) *Usteri, A.* (1907), Studien über *Carica Papaya* L. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch., Bd. 25, 1907, p. 485—495.
- 221) *Vries, H. de* (1901), Die Mutationstheorie. Bd. 1. Leipzig 1901.
- 222) — (1903a), Die Mutationstheorie. Bd. 2. Leipzig 1903.
- 223) — (1903b), Befruchtung und Bastardierung. Leipzig 1903.
- 224) *Vuillemin, P.* (1900), Développement des azygospores d'Entomophthora. Comptes rendus de l'Acad. d. sciences, Paris, T. 130, 1900, p. 522—524.
- 225) — (1907), Les bases actuelles de la systématique en mycologie. Progr. rei botan., Bd. 2, 1907, p. 1—170.
- 226) *Warburg, O.* (1900), Pandanaceae. Engler's Pflanzenreich, IV, 9. Leipzig 1900.
- 227) *Went, F. A. F. C.* (1899), Les modes de reproduction du *Codium tomentosum*. Nederl. kruidk. Arch., 1889, 5. Deel.
- 228) — and *Blaauw, A. H.* (1905), A case of apogamy with *Dasyliiron acrotrichum* Zucc. Rec. d. trav. botan. Néerlandais, 1905, Nr. 3. 12 pp.
- 229) *Wettstein, R. von* (1903), Handbuch der systematischen Botanik. I. Bd. Leipzig u. Wien 1903.
- 230) — (1907), Handbuch der systematischen Botanik. II. Bd, 2. Teil, 1. Hälfte. Leipzig u. Wien 1907.
- 231) *Williams, J. H.* (1904), Studies in the Dictyotaceae. I. The cytology of the Tetrasporangium and the germinating Tetraspore. Ann. of Botany, Bd. 18, 1904, p. 141—160.
- 232) *Winkler, Hans* (1901), Über Merogonie und Befruchtung. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. 36, 1901, p. 753—775.
- 233) — (1904), Über Parthenogenesis bei *Wikstroemia indica* (L.) C. A. Mey. Ber. d. deutschen botan. Gesellsch., Bd. 22, 1904, p. 573—580.
- 234) — (1906), Botanische Untersuchungen aus Buitenzorg. II. 7. Über Parthenogenesis bei *Wikstroemia indica* (L.) C. A. Mey. Ann. du jardin botan. de Buitenzorg, 2. sér., T. 5, 1906, p. 208—276.

- 235) *Woronin, H.* (1907), Apogamie und Aposporie bei einigen Farnen. *Flora*, Bd. 98, 1907, p. 101—162.
- 236) *Wydler, H.* (1878), Zur Morphologie, hauptsächlich der dichotomen Blütenstände. *Jahrb. f. wissensch. Botanik*, Bd. 11, 1878, p. 312—379.
- 237) *Yamanouchi, Sh.* (1907), Apogamy in *Nephrodium*. *Botan. Gazette*, Bd. 44, 1907, p. 142—146.
- 238) *Zahn, H.* (1904), Bemerkungen über C. H. Ostenfeld's Artikel: Zur Kenntnis der Apogamie in der Gattung *Hieracium*. *Allg. botan. Zeitschr.*, Bd. 10, 1904, p. 170—172.
- 239) *Zinger, N.* (1898), Beiträge zur Kenntnis der weiblichen Blüten und Inflorescenzen bei Cannabineen. *Flora*, Bd. 85, 1898, p. 189—253.

Praktikum der Bakteriologie und Protozoologie. Von Dr. Karl

Kißkalt, Privatdozent, Oberassistent am hygien. Institut der Universität Berlin und Dr. Max Hartmann, Privatdozent der Zoologie an der Universität und wiss. Hilfsarbeiter am Kgl. Institut für Infektionskrankheiten in Berlin. Mit 89 teils mehrfarbigen Abbildungen im Text. Preis: 4 Mark 50 Pf., geb. 5 Mark 50 Pf.

Botanische Praktika zum Gebrauch in den Laboratorien und zum Selbstunterrichte. Von Dr. Arthur Meyer, o. Prof. der

Botanik an der Universität Marburg. I. Teil: **Erstes mikroskopisches Praktikum.** Eine Einführung in den Gebrauch des Mikroskops und in die Anatomie der höheren Pflanzen. Zum Gebrauch in den botanischen Laboratorien und zum Selbstunterrichte. Für Botaniker, Chemiker, Pharmazeuten, Studierende des höheren Lehramtes, Zoologen. Zweite Auflage. Mit 82 Abbildungen im Text. Preis: broschiert 5 Mark, gebunden 6 Mark. II. Teil: **Praktikum der botanischen Bakterienkunde.** Einführung in die Methoden der botanischen Untersuchung und Bestimmung der Bakterienarten. Mit einer farbigen Tafel und 31 Textabbildungen. Preis: 4 Mark 50 Pf., geb. 5 Mark 20 Pf.

Gesundheits-Ingenieur, Jahrg. 26, Nr. 22, 1902:

Das Buch wird dem Bakteriologen, der sich mit solchen Fragen in erster Linie beschäftigen muß, trotzdem es nur ein Praktikum sein will, recht willkommen sein.

Vorlesungen über Deszendenztheorien mit besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage, gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden. Von Dr. J. P. Lotsy. Erster Teil. Mit 2 Tafeln u. 124 Textfiguren. Preis 8 Mark, geb. 9 Mark. — Zweiter Teil. Mit 13 Tafeln und 101 Textfiguren. 1908. Preis: 12 Mark, geb. 13 Mark.

Botanische Zeitung, 1908, Nr. 5:

... Für den einzelnen ist schon heute diese ganze Literatur kaum übersehbar, und deshalb ist Lotsys Versuch einer allgemein verständlichen, zusammenfassenden Darstellung mit Freude zu begrüßen.

Naturwissenschaftliche Wochenschrift. N. F. Bd. V. Nr. 25:

Das Buch Lotsys ist besonders verdienstlich durch die Hervorhebung der botanischen Tatsachen. Werke, die zur Begründung deszendenztheoretischer Ansichten vorwiegend zoologische Daten benutzen, sind zahlreich, während botanische Deszendenztheorien von dem Umfang der Lotsyschen Schrift noch nicht existieren. Der Botaniker wird dem Verfasser daher besonders Dank wissen.

Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Gehalten an der

Reichsuniversität zu Leiden. Ein Lehrbuch der Pflanzensystematik. Von Dr. J. P. Lotsy. Erster Band. Algen und Pilze. Mit 430 Abbildungen im Text. 1907. Preis: 20 Mark.

Inhalt: 1. Einleitung. 2. Volvocales. 3. Siphonales. 4. Archimycetes und Siphonomycetes. 5. Multizelluläre monoenerge Isokonten. 6. Stephanokonten. 7. Heterokonten. 8. Desmidiaceae. 9. Die Phaeophytenreihe. 10. Die Peridinales. 11. Die Diatomeen. 12. Phaeophyceae. 13. Rhodophyceae. 14. Die Schizophyten (Bakterien). 15. Schizophyceen. 16. Die Mycobakterien. 17. Mycomyceten. 18. Die Ascomyceten. 19. Erysiphales. 20. Plethaceae. 21. Pyrenomyzeten und Laboulbeniales. 22. Lichenen. 23. Discomyceten. 24. Helvellaceae. 25. Entolomaceae. 26. Exosporiaceae. 27. Die Saccharomyceten. 28. Basidiomycetes, Homobasidii. 29. Die Uredineae. 30. Basidiomyceten. 1. u. 2. Teil. Charophyten. Namensregister. Sachregister.

Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen.

Von Dr. Hans Molisch, Prof. der Botanik und Vorstand des pflanzenphysiologischen Instituts der Universität Prag. Mit 11 Holzschnitten im Text. Preis: 2 Mark 50 Pf.

Leuchtende Pflanzen. Eine physiologische Studie von Professor Dr. **Hans Molisch**, Direktor des pflanzenphysiologischen Institutes der k. k. deutschen Universität Prag. Mit 2 Tafeln und 14 Textfiguren. 1904. Preis: 6 Mark.

Botanische Zeitung, Nr. 15, vom 1. August 1904:

Der Verfasser hat sich in der vorliegenden Abhandlung das dankenswerte Ziel gesetzt, eine zusammenfassende Darstellung unserer derzeitigen Kenntnisse über die Lichtentwicklung der Pflanzen auf Grund der bisherigen und seiner eigenen mehrjährigen Forschungen zu geben. Wenn auch der Verfasser viele seiner Beobachtungen schon in mehreren Spezialarbeiten mitgeteilt hat, so enthält doch diese Zusammenfassung über die Lichterscheinungen noch eine ganze Reihe neuer Tatsachen und viele wichtige Berichtigungen älterer Literaturangaben. Man kann also in Anbetracht der stiefmütterlichen Behandlung, die dieses interessante Gebiet der Physiologie in den meisten Lehrbüchern erfahren hat, nur mit Freude begrüßen.

Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen. Eine physiologische Studie. Von Dr. **Hans Molisch**, Professor der Botanik und Vorstand des pflanzenphysiologischen Institut der Universität Prag. Mit einer Tafel. Preis: 3 Mark.

Botanische Zeitung:

„Die Arbeit ist durch die Genauigkeit und Kritik ihrer Methoden, die Vorsicht in der Deutung der Tatsachen und den Reichtum an neuen Beobachtungen gleich ausgezeichnet und verdient wohl zu den besten gerechnet zu werden, die die Pflanzenphysiologie in neuerer Zeit aufzuweisen gehabt hat.“
Schimper.

Studien über den Milchsafft und Schleimsafft der Pflanzen. Von Prof. Dr. **Hans Molisch**, Prof. der Botanik und Vorstand des pflanzenphysiologischen Institutes der deutschen Universität Prag. Mit 38 Holzschnitten im Text. 1900. Preis: 4 Mark.

Die Purpurbakterien nach den neuen Untersuchungen. Eine mikrobiologische Studie von Prof. Dr. **Hans Molisch**, Direktor des pflanzenphysiologischen Instituts der k. k. deutschen Universität in Prag. Mit 4 Tafeln. Preis: 5 Mark.

Versuch einer phylogenetischen Erklärung des Embryosackes und der doppelten Befruchtung der Angiospermen. Vortrag, gehalten auf der 79. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Dresden am 16. September 1907 von Dr. **Otto Porsch**, Privatdozent für systematische Botanik an der K. K. Universität in Wien. Mit 14 Textabbildungen. 1907. Preis: 1 Mark 50 Pf.

Praktikum für morphologische und systematische Botanik. Hilfsbuch bei praktischen Übungen und Anleitung zu selbstständigen Studien in der Morphologie und Systematik der Pflanzenwelt. Von Prof. Dr. **Karl Schumann**, weil. Kustos am Kgl. Botanischen Museum u. Privatdozent an der Universität zu Berlin. Mit 154 Figuren im Text. Preis: 15 Mark, geb. 14 Mark.

Das botanische Praktikum. Anleitung zum Selbststudium der mikroskopischen Botanik für Anfänger und Geübtere, zugleich ein Handbuch der mikroskopischen Technik. Von Prof. Dr. **Eduard Strasburger**. Vierte umgearbeitete Auflage. Mit 230 Holzschnitten. 1902. Preis: 60 Mark, geb. 22 Mark 50 Pf.

Apotheker-Zeitung, Nr. 98, v. 6. Dez. 1902:

Was ich schon bei Anzeige des kleinen Praktikums hervorhob, sei hier noch einmal gesagt: Wer Neigung in sich spürt, das Studium der Botanik mit dem Mikroskop zu vertiefen, und wer sich damit eine unerschöpfliche Quelle reinen und edlen Naturgenusses verschaffen will, der vertraue sich Strasburgers Büchern an.

PROGRESSUS REI BOTANICAE

FORTSCHRITTE DER BOTANIK
PROGRÈS DE LA BOTANIQUE
PROGRESS OF BOTANY

HERAUSGEGEBEN

VON DER

ASSOCIATION INTERNATIONALE DES BOTANISTES

REDIGIERT VON

DR. J. P. LOTSY

IN LEIDEN

ZWEITER BAND ◉ VIERTES HEFT

MIT 24 ABBILDUNGEN



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1908

Inhalt.

Seite

ERNST KÜSTER. Aufgaben und Ergebnisse der entwicklungsmechanischen Pflanzenanatomie. Mit 21 Figuren	455
---	-----

Verlag von **Gustav Fischer in Jena.**

Botanische und landwirtschaftliche Studien auf Java.

Von Dr. W. Detmer, Professor an der Universität Jena. Mit einer Tafel. 1907. Preis: 2 Mark 50 Pf., geb. 3 Mark 50 Pf.

Inhalt: 1. Über einige wirtschaftliche Verhältnisse Javas. 2. Das Produktionsvermögen der Pflanzen und klimatische Verhältnisse in Java und Mitteleuropa. 3. Einiges über den Boden Javas. 4. Der Reisanbau der Eingeborenen Javas. 5. Die Kultur des Teestrauches nebst Bemerkungen über die „Indigofrage“ in Java. 6. Die Kultur des Kakao-baumes auf Java. 7. Die Kultur des Fiebertindenbaumes auf Java. 8. Der botanische Garten zu Buitenzorg. 9. Vergleichende physiognomische Studien über brasilianische und javanische Urwälder. 10. Vergleichende Beobachtungen über Stärke- und Zuckerblätter tropischer sowie einheimischer Pflanzen. 11. Beobachtungen über Transpiration der Pflanzen in Java und in Jena. 12. Kautschukgewinnung in Singapore.

Biologische und morphologische Untersuchungen über

Wasser- und Sumpfgewächse.

Von Prof. Dr. Hugo Glück in Heidelberg. Erster Teil: Die Lebensgeschichte der europäischen Alismaceen. Mit 25 Textfiguren und 7 lithograph. Doppeltafeln. Preis: 20 Mark. — Zweiter Teil: Untersuchungen über die mitteleuropäischen Utricularia-Arten; über die Turionenbildung der Utricularia-Arten; über die Turionenbildung bei Wasserpflanzen, sowie über Ceratophyllum. Mit 25 Textfiguren und 6 lithographierten Doppeltafeln. Preis: 18 Mark.

Vorlesungen über Deszendenztheorien

mit besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage, gehalten an der Reichsuniversität zu Leiden. Von Dr. J. P. Lottsy. Erster Teil. Mit 2 Tafeln u. 124 Textfiguren. Preis 6 Mark, geb. 9 Mark. — Zweiter Teil. Mit 13 Tafeln und 101 Textfiguren. 1908. Preis: 12 Mark, geb. 13 Mark.

Naturwissenschaftliche Wochenschrift. N. F. Bd. V. Nr. 25:

Das Buch Lottsys ist besonders verdienstlich durch die Hervorkehrung der botanischen Tatsachen. Werke, die zur Begründung deszendenztheoretischer Ansichten vorwiegend zoologische Daten benutzen, sind zahlreich, während botanische Deszendenztheorien von dem Umfang der Lottsyschen Schrift noch nicht existieren. Der Botaniker wird dem Verfasser daher besonders Dank wissen.

Vorträge über botanische Stammesgeschichte.

an der Reichsuniversität zu Leiden. Ein Lehrbuch der Pflanzensystematik. Von Dr. J. P. Lottsy. Erster Band. Algen und Pilze. Mit 430 Abbildungen im Text. 1907. Preis: 20 Mark.

Inhalt: 1. Einleitung. 2. Volvocales. 3. Siphonales. 4. Archimycetes und Siphonmycetes. 5. Multizelluläre monoenergetische Isokonten. 6. Stephanomycetes. 7. Heterokonten. 8. Desmidiaceae. 9. Die Phaeophytenreihe. 10. Die Peridinales. 11. Die Diatomeen. 12. Phaeophyceae. 13. Rhodophyceae. 14. Die Schizophyten (Bakterien). 15. Schizophyceen. 16. Die Myxobakterien. 17. Myxomyceten. 18. Die Ascomyceten. 19. Erysiphales. 20. Plectascieae. 21. Pyrenomyceten und Laboulbeniales. 22. Lichenen. 23. Discomyceten. 24. Helvellineae. 25. Eutuberaceae. 26. Exoascineae. 27. Die Saccharomyceten. 28. Basidiomycetes, Hemibasidii. 29. Die Uredineae. 30. Basidiomyceten. 1. u. 2. Teil. Charphyten. Namenregister. Sachregister.

Ameisenpflanzen — Pflanzenameisen.

Ein Beitrag zur Kenntnis der von Ameisen bewohnten Pflanzen und der Beziehungen zwischen beiden. Von Ernst Rettig, Inspektor am botanischen Garten der Universität Jena. (Abh. a. d. „Beihften zum Bot. Centralblatt“, Bd. XIII, herausgegeben von Prof. Dr. O. Uhlhorn und Prof. Dr. G. Kohl.) 1904. Preis: 80 Pf.

Aufgaben und Ergebnisse der entwicklungsmechanischen Pflanzenanatomie.

Von

Ernst Küster in Halle a. S.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Im Sommersemester 1907 hielt ich an der Universität Halle Vorlesungen über Entwicklungsmechanik der Pflanzen. Denjenigen Teil des Kollegs, der sich mit Fragen der Zellen- und Gewebelehre befaßte, gestatte ich mir mit einigen Erweiterungen und einer Reihe Literaturnachweisen auf nachfolgenden Blättern zu veröffentlichen. —

Die Aufgaben der entwicklungsmechanischen Anatomie der Pflanzen hat nach Roux's Vorgang wohl Haberlandt¹⁾ zuerst präzisiert. Wir finden Beiträge zur Lösung und Vertiefung entwicklungsmechanischer Probleme in einer außerordentlich großen Zahl botanischer Arbeiten verstreut. Sie alle hier aufzuzählen, soll nicht meine Absicht sein. Ich habe mich im folgenden auf eine kurze Darlegung der wichtigsten bisher behandelten Probleme beschränkt, habe diese bei jedem Kapitel und Abschnitt mit einer Reihe von Beispielen belegt und von der einschlägigen Literatur namentlich die in neuerer Zeit erschienenen Abhandlungen citiert. Deskriptive Arbeiten, in welche gelegentlich kausale Vermutungen eingefügt sind, habe ich im allgemeinen unerwähnt gelassen.

¹⁾ Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, 2. Aufl., Leipzig 1896, p. 2. — Zum Namen der Disziplin und zu ihrer Umgrenzung vergleiche man von Roux namentlich Einleitung zum Archiv f. Entwicklungsmechanik der Organismen (1894, Bd. I, p. 1), Programm und Forschungsmethoden der Entwicklungsmechanik der Organismen (Leipzig 1897, auch Arch. f. Entwicklungsmechanik, Bd. V), Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft (Leipzig 1905).

Wir werden im folgenden Fragen der Zellen- und Gewebelehre zu behandeln haben, und wollen vor allem das Wachstum der Zellen, ihre Teilung, die Vorgänge der Membranbildung und Anthocyanentwicklung, den Zerfall einer Zellengruppe in ihre einzelnen Elemente und die Vorgänge der Gewebedifferenzierung besprechen, soweit aus ihrer Erforschung sich Beiträge zur Behandlung kausaler Probleme bisher ableiten ließen.

Vielleicht wird das vorliegende Referat hier und da nützlich werden können, obwohl es der Natur der Sachlage entsprechend im Grunde nur zeigen kann, wie bescheiden unsere Einsicht in die Probleme der entwicklungsmechanischen Pflanzenanatomie zurzeit noch ist.

Halle a. S., Botanisches Institut der Universität, September 1908.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Wachstum der Zelle	457
1. Streckungswachstum und meristisches Wachstum	457
Streckungswachstum	460
Meristisches Wachstum	463
2. Lokalisierung des Wachstums	464
II. Teilung der Zelle	480
1. Beziehungen zwischen Wachstum und Zellteilung	481
2. Beziehungen zwischen Kernteilung und Zellteilung	487
III. Membranbildung	502
IV. Anthocyanbildung	512
V. Zerfall von Zellengruppen	515
VI. Bildung und Differenzierung der Gewebe	516
1. Erklärungsversuche für normale Differenzierungsvorgänge	524
2. Hypoplastische Gewebe	527
3. Hyperhydrische Gewebe	529
4. Wundgewebe und Verwachsungsgewebe	532
a) Callus- und Wundholzbildung	532
b) Verwachsung	534
c) Loi des surfaces libres	536
d) Thyllenbildung	537
e) Wundkorkbildung	537
5. Aktivitätshyperplasien und ähnliche Gewebsbildungen	541
a) Verstärkung und Neubildung von Leitbündeln	549
b) Verstärkung der mechanischen Gewebe	553
c) Ernährungshyperplasien	554
6. Gallen	554
Nachtrag	558

I. Wachstum der Zelle.

Alle vitalen Formveränderungen der Pflanzenzellen werden, wenn wir von denjenigen der amöboiden Organismen und Zellenformen absehen sowie von den Formveränderungen, welche Zunahme und Abnahme des Turgordruckes zur Folge haben, durch Wachstum vermittelt, und die Form der Pflanzenzellen wird im allgemeinen durch die Form ihrer festen Cellulosehüllen (Membranen, Zellhäute) festgelegt. Bei der Besprechung des Zellenwachstums werden wir gleichzeitig die uns interessierenden Fragen nach der Zellenform zu erledigen haben und die Behandlung des formbestimmenden Flächenwachstums der Membranen in den Vordergrund stellen müssen.

Daß das Wachstum der Zelle im allgemeinen und der Zellhaut im besonderen allerlei Voraussetzungen hat — bestimmte Temperaturgrade, Gegenwart von Sauerstoff (für die aëroben Organismen), Berührung der Zellhaut mit dem Cytoplasma u. a. m.¹⁾ —, braucht hier nicht diskutiert zu werden. Uns interessiert hier die Frage nach den Faktoren, welche — alle jene „allgemeinen Bedingungen“ als erfüllt vorausgesetzt — das Wachstum der Zelle auslösen und namentlich über die Lokalisation des Wachstums entscheiden.

Unter Wachstum behäuteter Zellen verstehen wir eine vitale Volumenzunahme der Zelle, die nicht mehr rückgängig gemacht werden kann (im Gegensatz zu der Schwellung, welche steigender Turgordruck bedingt, und der Quellung): die Volumenzunahme wird bedingt durch eine Anreicherung der Zelle an lebendiger Substanz oder durch Vergrößerung ihres Zellsaftraumes oder durch gleichzeitige Zunahme des einen wie der anderen.

1. Streckungswachstum und meristisches Wachstum.

Die Unterscheidung zwischen meristischem²⁾ (assimilierendem, embryonalem) und Streckungs- (Bewegungs-) Wachstum der Zellen

¹⁾ Daß auch die Gegenwart eines Zellkerns und die von ihm ausgehenden Wirkungen für das Wachstum allgemein unerläßlich sind, halte ich nicht für wahrscheinlich. Auch kernfreie Zellen (s. u.) können, wenn im übrigen alle Wachstumsbedingungen erfüllt sind, nach Gerassimoff's Untersuchungen (Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle, Bull. Soc. imp. Naturalistes, Moscou 1901, No. 1 u. 2; Zur Physiologie der Zelle, ibid. 1904, No. 1) an *Spirogyra* noch deutliches Wachstum zeigen. Auch Acqua konnte an isolierten kernfreien Plasmaballen aus Pollenschläuchen Wachstum der Membran beobachten (Contribuzione alla conoscenza della cellula vegetale, Malpighia 1891, Vol. V, p. 1). Entgegengesetzte Resultate gewann Klebs (Beitr. z. Physiol. der Pflanzenzelle, Tübinger Untersuch., 1888, Bd. II, p. 554) bei Untersuchung der bei Plasmolyse kernlos gewordenen Plasmaportionen aus *Zygnemazellen*.

²⁾ Vgl. M. Raciborski, Über Schrittwachstum der Zelle (Bull. de l'Acad. des Sc., Cracovie 1907, octobre, p. 898).

wird auch für unsere Zwecke sich als zweckmäßig empfehlen; ersteres ist das Resultat der Assimilationsfähigkeit des Plasmas und beruht vor allem auf einem Gewinn der Zelle an lebendiger Materie, die zweite Art des Wachstums, das Streckungs- oder Bewegungswachstum wird vor allem durch Vergrößerung des Zellsaftlumens, also durch Zunahme des Wassergehaltes der Zelle erreicht. Beim typischen Wachstumsverlauf, den wir bei irgendeiner Zelle wahrnehmen, mögen wohl beide Formen des Wachstums dermaßen miteinander kombinieren, daß die deskriptive Entwicklungslehre bei Schilderung des Wachstumsvorganges von einer solchen Scheidung füglich absehen kann. Die Vereinigung, in der wir beiderlei Vorgänge beim typischen Verlauf der Dinge kombiniert sich abspielen sehen, verbürgt aber nicht, daß beide die Reaktion der Zelle auf gleiche Einwirkungen sein müßten und beide stets so kombiniert sein müßten: das Experiment lehrt in der Tat, daß sich die Bedingungen für meristisches Wachstum von den, welche das Bewegungswachstums erfordert, trennen lassen, daß Zunahme der lebendigen Substanz, Wachstum der Zellhaut und Vergrößerung des Zellsafttraumes auch getrennt voneinander an einer Zelle als Reaktion der letzteren auf bestimmte Bedingungen und Bedingungskombinationen zur Wahrnehmung kommen können.

Zunächst mag auf einige Fälle verwiesen werden, in welchen der lebendige Gehalt der Zelle wächst, ohne daß die Membran Flächenwachstum erfährt und die Zelle als Ganzes an Volumen zunimmt: das Cytoplasma oder der Kern können an Masse zunehmen, wenn z. B. durch Verwundung oder nach Infektion durch tierische oder pflanzliche Parasiten das plastische Material in bestimmten Zellen sich besonders anhäuft.¹⁾ Folgen wir dem Vorschlag Strasburger's, zwischen Trophoplasma und Kinoplasma zu unterscheiden²⁾, so würden die angeführten Fälle als Beispiele für die Vermehrung des Trophoplasmas gelten können. Die Bedingungen, welche dieses fördern, sind aber, wie Schrammen³⁾ gezeigt hat, andere als die, welche das Kinoplasma sich vermehren lassen: Hottes⁴⁾ und Schrammen

¹⁾ Beispiele bei E. Küster, Neue Ergebnisse auf dem Gebiet der pathologischen Pflanzenanatomie (Ergebn. d. allg. Pathol. u. pathol. Anat. des Menschen u. der Tiere, 1907, Jahrg. XI, Abt. 1, p. 387): dem Vorgang der abnormalen Volumenzunahme („Hypertrophie“) habe ich den der abnormalen Steigerung des Cytoplasmagehaltes, des Kernvolumens, des Eiweiß- oder Stärkegehaltes usw., die ohne Zunahme des Zellvolumens vor sich geht, als „Anreicherungserscheinungen“ gegenüberzustellen vorgeschlagen (a. a. O., p. 425 ff.).

²⁾ Vgl. z. B.: Zu dem jetzigen Stande der Kern- und Zellteilungsfragen (Anatom. Anzeiger, 1893, Bd. VIII, p. 189).

³⁾ Über die Einwirkungen von Temperaturen auf die Zellen der Vegetationspunkte des Sprosses von *Vicia faba* (Verhandl. d. Naturhist. Vereins d. preuß. Rheinlande u. Westfalens, 1902, Bd. LIX, 1. Hälfte, p. 49; auch Dissertation Bonn 1902).

⁴⁾ Citiert nach E. Strasburger, Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich (Histol. Beiträge, Bd. VI, Jena,

(a. a. O.) vermochten durch Anwendung hoher Temperaturen in den Zellen von *Vicia faba* (Wurzeln und Sprosse) die kinoplasmatischen Anteile zu gesteigerter Ausbildung zu bringen; durch niedere Temperaturen wird (nach Hottes) in den Wurzeln der *Vicia faba* ein stärkeres Auftreten der extranukleären Nukleolen veranlaßt; Röntgen- und Radiumstrahlenbehandlung fördert ebenfalls die Ausbildung des Kinoplasmas (Körnicker).¹⁾ Ätherbehandlung führt nach Karpoff²⁾ zu einer Vergrößerung der achromatischen Figur u. dgl. m.

Von großem Interesse wäre es, zu erforschen, ob sich das Massenverhältnis zwischen Cytoplasma und Zellkern durch künstliche Eingriffe von seiner Norm abbringen läßt. Wir wissen aus den Untersuchungen Gerassimoff's³⁾, daß zwischen beiden eine Relation derart besteht, daß stets ein bestimmtes Volumen Cytoplasma und eine bestimmte Kernmasse zueinander gehören (R. Hertwig's „Kernplasmarelation“).

Godlewski's⁴⁾ Versuche, das quantitative Verhältnis zwischen Cytoplasma und Zellkern auf experimentellem Wege zu ändern (Echinidenlarven), führten neuerdings zwar zu negativen Ergebnissen; immerhin scheint es nicht ausgeschlossen, daß sich einmal eine Vermehrung des einen Zellbestandteils zuungunsten des anderen an tierischen oder pflanzlichen Zellen experimentell wird erreichen lassen. Ob auch eine quantitative Relation zwischen Cytoplasma (oder Zellkern) und den Chromatophoren in pflanzlichen Zellen besteht, bedarf näherer Prüfung; bei pflanzlichen Organismen, deren Zellen nur

G. Fischer, 1900, p. 127, 130, 154). Vgl. auch B. Nèmec, Über den Einfluß niedriger Temperaturen auf meristematisches Gewebe (Sitzungsber. böhm. Ges. Wiss., 1890, Bd. XII).

¹⁾ Über die Wirkung von Röntgen- und Radiumstrahlen auf pflanzliche Gewebe und Zellen (Ber. d. D. Bot. Ges., 1905, Bd. XXIII, p. 404).

²⁾ La caryocinèse dans les sommets des racines chez la *Vicia Faba* (Ann. Inst. agron., Moscou 1904, Bd. X; vgl. Botan. Centralbl., 1905, Bd. XCVIII, p. 615).

³⁾ Gerassimoff, Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle (Bull. Soc. imp. Naturalistes, Moscou 1901, No. 1 u. 2), Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse (Zeitschr. f. allg. Phys., 1902, Bd. I, p. 220). Zoologischerseits lieferten besonders Boveri (Zellenstudien, Heft V: Über die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen; Jena 1905) und Rich. Hertwig (Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle; Biol. Centralbl., 1903, Bd. XXIII, p. 49) wichtige Beiträge zu der Frage; vgl. auch die nächste Anm. — Ferner wäre zu verweisen auf E. Strasburger, Über die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgröße (Histolog. Beiträge, Heft V, Jena 1893, p. 95).

⁴⁾ Emil Godlewski jun., Plasma und Kernsubstanz in der normalen und der durch äußere Faktoren veränderten Entwicklung der Echiniden (Arch. f. Entwicklungsmechanik, 1908, Bd. XXVI, p. 287); vgl. auch T. H. Marcus, Über die Wirkung der Temperatur auf die Furchung bei Seeigeleiern (ibid., 1906, Bd. XXII).

wenige Farbstoffträger in konstanter Anzahl oder stets nur einen solchen enthalten (Konjugaten, viele Diatomeen, Anthoceroteen usw.), nach einer solchen Relation zu suchen, mag vielleicht nicht aussichtslos scheinen. Daß es chromatophorenhaltige Organismen gibt, bei welchen die Masse der Chromatophoren unter atypischen Kulturbedingungen stark zurückgeht, ist bekannt.¹⁾

Streckungswachstum.

Wie verhalten sich nun meristisches Wachstum und Bewegungswachstum, die beide ohne Volumenzunahme der Zelle nicht vorstellbar sind, vom Standpunkt der Entwicklungsmechanik aus betrachtet zueinander? Ist es möglich, die Faktoren, welche die eine Form des Wachstums veranlassen, von denjenigen, welche das andere hervorrufen, im Experiment zu trennen, und willkürlich die eine oder die andere Wachstumsform eintreten zu lassen?

Raciborski (a. a. O.) gibt einige Fingerzeige zur entwicklungsmechanischen Beurteilung der beiden Vorgänge: „ohne Zufuhr von außen und ohne Verbrauch einer intercellulären Stickstoff- oder Phosphorreserve ist das meristische Wachstum auf die Dauer unmöglich, während das Bewegungswachstum fortschreitet. Durch eine entsprechend hohe Konzentration der Nährlösung oder durch verschiedene chemische Mittel wird das Bewegungswachstum sistiert oder gehemmt, dagegen das meristische Wachstum nicht.“ Raciborski's Untersuchungen beziehen sich hauptsächlich auf *Basidiobolus ranarum*, bei welchem man ganz nach Belieben nur das meristische Wachstum oder nur das Bewegungswachstum in Erscheinung treten lassen kann.

Streckungswachstum ohne gleichzeitiges meristisches beobachten wir jederzeit an keimenden Pilzsporen oder wachsendem Pilzmycel, das in reinem Wasser oder auf nährstoffarmem Agar usw. kultiviert wird; es findet sein Ende, wenn die in den Zellen enthaltenen Reservestoffe erschöpft sind; sehr ergiebiges Streckungswachstum zeigen Spirogyren und andere fadenbildende Konjugaten in alternden Kulturen, in welchen es an Nährsalzen fehlt. Starkes Bewegungswachstum tritt ferner unter denjenigen Bedingungen ein, welche ein Vergeilen und Etiolieren von Sprossen und Blattstielen hervorrufen (Kultur bei Lichtabschluß oder in feuchter Atmosphäre)²⁾, an hungern den Wurzeln von *Triticum*, die in stickstofffreier Nährlösung sich über-

¹⁾ Vgl. z. B. Zumstein, Zur Morphologie und Physiologie der *Englena gracilis* Klebs (Jahrb. f. wiss. Bot., 1900, Bd. XXXIV, p. 149).

²⁾ Über die Zellengröße in etiolierten Trieben vergleiche man z. B. Koch, Abnorme Abänderungen wachsender Pflanzenorgane durch Beschattung, Berlin 1873 (Botan. Jahresber. 1873, Bd. I, p. 283); G. Kraus, Über die Ursachen der Formänderungen etiolierender Pflanzen (Jahrb. f. wiss. Bot., 1869/1870, Bd. VII, p. 209); Küster, 1903, a. a. O., p. 72 u. a.; über das Verhalten von Algen bei schwacher

mäßig verlängern¹⁾, an stickstoffhungernden Lebermoosen²⁾, bei Kultur der Lufttriebe von *Hippuris* unter Wasser, welche auffallende Streckung der Internodien zur Folge hat³⁾, nach Infektion von Blattstielen — oder auch Blättern (*Endophyllum Sempervivi*) — durch Uredineen oder andere schmarotzende Pilze⁴⁾ usw. usw. Zellen, welche bereits zum Dauergewebe gehören, können vielfach dadurch zu überraschend intensivem Bewegungswachstum angeregt werden, daß ihr Turgordruck künstlich gesteigert wird; Beispiele dafür liefern alle sog. hyperhydrischen Gewebe⁵⁾, welche nach Zuführung reichlicher Wassermengen oder nach Herabsetzung des Wasserverlustes durch Transpiration (Aufenthalt in feuchter Luft) an vielen Pflanzenorganen entstehen; die Zellen, welche bei Entstehung der hyperhydrischen Gewebe zum Wachstum angeregt werden, erfahren nicht nur keine Zunahme an Plasma, sondern büßen während des Wachstums ihr Plasma bis auf ein Minimum ein; bemerkenswert ist die Schnelligkeit, mit welcher manche dieser hyperhydrischen Gewebe, auf welche später noch zurückzukommen sein wird, heranwachsen.⁶⁾

Aus allen diesen Befunden, neben welchen noch viele andere aufgezählt werden könnten, lernen wir über die Kausalität des Vorganges sehr wenig; daß Gegenwart oder reichliche Zuführung von Wasser für diejenige Form des Zellenwachstums, welche in erster Linie durch Vermehrung des Wassergehaltes der Zelle gekennzeichnet wird, notwendig ist, war von vornherein selbstverständlich. Wodurch aber die Fähigkeit der Zelle, auf Wasserzuführung mit „Bewegungswachstum“ zu reagieren, eigentlich bedingt wird, wird durch die oben angeführten Fälle nicht klar.

Belichtung vgl. G. Berthold, Beiträge zur Morphol. u. Physiol. d. Meeresalgen (Jahrb. f. wiss. Bot., 1882, Bd. XIII, p. 569). Bei den von Kraus untersuchten Objekten hatten die Rindenparenchym- und Markzellen der etiolierten Internodien die 2—5fache Länge der normalen Zellen.

¹⁾ Vgl. F. Noll, Über das Etiolement der Pflanzen (Sitzungsber. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde, Bonn 1901).

²⁾ Übermäßiges Längenwachstum der Lebermoosrhizoide beobachtete Benecke: Über die Keimung der Brutknospen von *Lunularia cruciata*. Mit vergleichenden Ausblicken auf andere Pflanzen (Botan. Zeitg., 1903, Abt. 1, Bd. L, p. 19). Derselbe Autor stellte experimentelle Untersuchungen über das „Wasseretiolement“ der Lebermoose, über das „Luftetiolement“ ihrer Rhizoide u. a. an und verweist auf die ältere Literatur (Mer u. a.).

³⁾ Noll (a. a. O.) spricht im ersten Falle von „Hungeretiolement“, im zweiten von „Wasseretiolement“.

⁴⁾ Abbildungen in den einschlägigen Handbüchern z. B. bei K. v. Tubeuf, Pflanzenkrankheiten durch kryptogame Parasiten verursacht. Berlin (J. Springer) 1895.

⁵⁾ vgl. Küster, Pathol. Pflanzenanatomie, 1903, p. 74.

⁶⁾ Die Zellen der inneren Epidermis aus Hülsen von *Pisum* können sich binnen 24 Stunden auf das 30fache ihrer normalen Höhe strecken (E. Küster, Histologische u. experimentelle Untersuch. über Intumescenzen, Flora, 1906, Bd. 96, p. 527).

Beachtenswert sind diejenigen Fälle, in welchen bei experimenteller Behandlung eines Pflanzenorgans immer nur bestimmte Zellarten mit Bewegungswachstum reagieren; gibt man Blättern von *Populus tremula* Gelegenheit zu reichlicher Wasseraufnahme, so wachsen die Mesophyllzellen zu sehr langen, plasmaarmen Schläuchen heran („Intumeszenzen“), während die Epidermiszellen untätig bleiben.¹⁾ Vielleicht enthalten die Mesophyllzellen osmotisch wirksame Substanzen in größerer Reichlichkeit als die Epidermiszellen, so daß ein höherer Grad der Turgeszenz für die ersteren erreichbar wird.

Nichts wäre aber unzutreffender, als anzunehmen, daß der erhöhte Turgor an sich schon das Wachstum herbeiführen müsse — diese Meinung wird hier und da immer wieder geäußert; so einfach liegen die Verhältnisse keinesfalls.

Was für Nebenumstände den Zellen erst die Fähigkeit, auf Wasserzufuhr mit Bewegungswachstum zu reagieren, von Fall zu Fall geben können, zeigen vielleicht am besten einige mit Pilzsporen angestellte Versuche. *Botrytis* gehört zu den wenigen Pilzen, deren Sporen schon in reinem Wasser keimen d. h. Bewegungswachstum erkennen lassen²⁾, bei *Aspergillus* muß außer Wasser noch Magnesium in geringen Dosen geboten werden³⁾, *Mucor*, *Penicillium*, *Aspergillus flavus* u. a. werden durch Narkotika zum Keimen gebracht⁴⁾ u. dgl. m. Hecke⁵⁾ zeigte, daß *Ustilago*-Sporen nach Behandlung mit Kupferlösungen zunächst nicht keimen können; Keimung erfolgt bei ihnen erst dann, wenn das von den Membranen gespeicherte Kupfer wieder durch Salzsäure ausgewaschen worden ist.⁶⁾

Allen bisher angeführten Beispielen für das Verhalten vielzelliger höherer Pflanzen lagen Befunde pathologisch-anatomischer Art zu-

¹⁾ E. Küster. Über experimentell erzeugte Intumeszenzen (Ber. d. D. Bot. Ges. 1903, Bd. XXI, p. 452).

²⁾ Vgl. z. B. J. F. Clark; On the toxic effect of delet. agents on the germin. and developm. of certain filament. fungi (Botan. Gaz., 1899, Vol. XXVIII, p. 289).

³⁾ H. Molisch, Die mineralische Nahrung der nied. Pilze, I. Abhandl. (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Kl., 1894, Bd. CIII, Abt. 1, p. 554); auch Duggar, s. folgende Anm.

⁴⁾ Duggar, Physiol. studies with reference to the germin. of certain fungus spores (Botan. Gaz., 1901, Vol. XXXI, p. 38); Townsend, Some notes upon the germin. of spores (Botan. Gaz., 1899, Vol. XXVII, p. 458). Die Narkotika wirken vielleicht hier turgorerhöhend wie bei den Versuchen O. Richter's (Über Turgorsteigerung in der Atmosphäre von Narkotika, Lotos, Bd. LVI, 1908, H. 3), welcher durch Behandlung mit Benzol, Äther, Chloroform u. a. hyperhydrische Gewebe (s. o. p. 461) erzeugte.

⁵⁾ Hecke, Beizversuche zur Verhütung des Hirsebrandes (*Ustilago Crameri* u. *U. Panici miliacei*) (Zeitschr. f. landwirtsch. Versuchswesen Österreich, 1902, Bd. V).

⁶⁾ Ob hierbei die Imprägnation der Membran mit Kupfer die verschiedenen Sporenhautschichten ebenso unfähig zum Flächenwachstum macht wie es für die Imprägnation mit Holzstoff (s. u.) bekannt ist, muß vorläufig dahingestellt bleiben.

grunde. Zahlreiche analoge Beispiele ließen sich der normalen Pflanzenanatomie entnehmen. Sehr viele Zellenarten machen beim typischen Verlauf der Gewebeentwicklung nach einer Periode des meristischen eine Phase des Streckungswachstums durch; dieses letztere ist unter Umständen so erheblich, daß bei bestimmten Zellen- und Gewebsformen die auffallendsten Merkmale durch jenes gesteigerte Streckungswachstum zustande kommen; ich denke dabei an die großen plasmaarmen Zeilen vieler Wasserspeichergewebe, an die dünnwandigen Grundgewebelemente der Sukkulente und an manche Haarformen, vor allem an die Rhizoiden und Wurzelhaare, die bei manchen Pflanzen in feuchter Luft, bei anderen in Wasser¹⁾ sich optimal entwickeln; sie haben den ephemeren Charakter ihres Daseins mit den Zellen mancher hyperhydrischen Gewebe gemeinsam: bei beiden findet das Streckungswachstum der Zellen seine Fortsetzung bis zur Erschöpfung der betreffenden Elemente.

Meristisches Wachstum.

Meristisches Wachstum, dem typischerweise kein Streckungswachstum folgt, zeigen die Zellen aller Embryonen, aller Vegetationspunkte, aller Kambien u. dgl. m. Auch Scheitelzellen kann aber ihr weiteres assimilierendes Wachstum unmöglich gemacht und dieses bei ihnen durch Streckungswachstum ersetzt werden; in diesem Sinne glaube ich z. B. die Beobachtungen von Kny²⁾ an den Scheitelzellen von *Cladostephus spongiosus*, die sich nach Infektion durch *Chytridium sphacellarum* übermäßig vergrößern, und einige andere Beobachtungen deuten zu sollen.³⁾ Von den Zellen der Vegetationspunkte der höheren Pflanzen sind mir analoge Erscheinungen nicht bekannt.

Bei anderen Zellen, bei den Teilungsderivaten der genannten Meristemgewebe tritt zunächst wohl auch noch meristisches Wachstum ein, das aber mehr und mehr durch Streckungswachstum ersetzt wird, so daß die letzten Phasen der Entwicklung einer Zelle nur noch die zweite Form des Wachstums zeigen.⁴⁾ Eine der Vorbedingungen für meristisches Wachstum ist, daß genügende Mengen assimilierter oder assimilierbarer Stoffe für die Zelle erreichbar sind.

¹⁾ Vgl. z. B. Fr. Schwarz, Die Wurzelhaare der Pflanzen (Tübinger Untersuch. 1882, Bd. I, Heft 2, p. 135); ferner Prillieux in Bull. Soc. Bot., 1879.

²⁾ Entwicklung einer Chytridiee aus der Untergattung Olpidium (Sitzungsber. d. Naturforsch. Freunde Berlin 1871, p. 93).

³⁾ Über abnormale Vergrößerung der Scheitelkantenzenellen bei *Padina Pavonia* berichtet G. Bitter: Anatomie und Physiologie von *Padina Pavonia* (Ber. d. D. Bot. Ges. 1899, Bd. XVII, p. 255).

⁴⁾ Beispiele in den bekannten Lehrbüchern der Botanik. Die Pollenkörner und -schläuche und besonders die Sporen vieler Kryptogamen liefern Beispiele dafür, daß auch bei typischer Entwicklung der betreffenden Zellenformen die Phase des meristischen von der des Streckungswachstums durch lange Zeiträume getrennt sein kann.

Raciborski berichtet über Versuche, bei welchen es ihm gelang, das Bewegungswachstum auszuschalten, und allein das meristische zur Beobachtung kam. *Basidiobolus ranarum*¹⁾ stellt sein Bewegungswachstum ein, wenn er in einer genügend konzentrierten Lösung osmotisch wirksamer Stoffe oder in optimaler Nährlösung, Glukose und Ammoniumsulfat, kultiviert wird. Die völlige Hemmung und Ausschaltung des Bewegungswachstums erkennt man daran, daß die betreffenden Zellen und Organismen auf entsprechende tropische Reize nicht mehr mit Richtungskrümmungen reagieren („tropische Bewegungsstarre“). — Daß Pilze in konzentrierten Lösungen im allgemeinen kleinere Zellen entwickeln als in Lösungen geringerer Konzentration ist leicht zu beobachten und allgemein bekannt; auch an die von Klebs²⁾ an plasmolysierten Algenzellen beobachteten Wachstumserscheinungen darf hier erinnert werden.

Dieselbe Erscheinung tritt bei höheren, gewebsbildenden Pflanzen auf: Raciborski³⁾ verglich Zuckerrohrpflanzen, die im Bereich der Nipaformation unter dem Einfluß des Kochsalzes gewachsen waren, mit den auf normalem Plantagenboden kultivierten; die Parenchymzellen waren bei Gewächsen der ersten Art erheblich kürzer als bei den „normalen“. Ähnliche Befunde gibt Gauchery⁴⁾ für Zwergexemplare überhaupt an; bemerkenswert ist dabei, daß die Ausschaltung oder Hemmung des Streckungswachstums bei verschiedenen Gewebsformen in verschiedenem Grade erreicht wird; nach Gauchery behalten die Epidermiszellen der Blattspreiten bei den Zwergexemplaren im allgemeinen ihr normales Volumen, während die Zellen des Mesophylls kleiner ausfallen.

2. Lokalisierung des Wachstums.

Ob meristisches oder Streckungswachstum erfolgt, ist zwar für die Größe der Zelle und die Beschaffenheit des Zellinhalts von größter Bedeutung; die Form der Zelle bleibt davon aber unabhängig. Letztere wird bestimmt durch die Lokalisation des Zellenwachstums, besser des Membranwachstums.

Wohl gibt es Zellen, deren Membranen an allen ihren Teilen gleich stark wachsen; in der Mehrzahl der Fälle aber ist das Wachs-

¹⁾ Raciborski, Über den Einfl. äußerer Beding. auf die Wachstumsweise des *Basidiobolus ranarum* (Flora, 1889, Bd. LXXXII, p. 107); Über Schrittwachstum der Zelle (Bull. de l'Acad. Sc., Cracovie 1907, octobre, p. 898).

²⁾ Beiträge zur Physiol. der Pflanzenzelle (Arbeiten Botan. Inst. Tübingen, Bd. II, p. 489).

³⁾ Over den groei van riet op zouthoudenden Grond (Archief voor Java-Suiker-industrie, 1898, Bd. VI, p. 493; citiert nach Raciborski, 1907, a. a. O.).

⁴⁾ Recherches sur le nanisme végétal (Ann. Sc. nat., Bot., 1899, VIII. sér., T. IX, p. 61).

tum auf mehr oder minder eng begrenzte Teile der Zellhaut beschränkt oder betätigt sich an verschiedenen Teilen der Zelle und ihrer Membran mit recht ungleicher Intensität. Welche Faktoren bestimmen, um es kurz zu sagen, die Lage der „Wachstumsfelder“?

Am einfachsten liegen die Verhältnisse dann, wenn aus Gründen des Raums und des mechanischen Widerstandes nur an engbegrenzten Stellen der Zellenoberfläche Wachstum möglich wird. Der Fall liegt vor bei Bildung der Thyllen: die zum Wachstum angeregten Holzparenchymzellen können nur dort wachsen, wo der anliegende Tüpfel des benachbarten Gefäßes eine Ausdehnung gestattet. Für die zweiararmigen Haare der Eichengalle von *Neuroterus numismatis* habe ich vermutungsweise ebenfalls den Platzmangel als formbestimmend bezeichnet.¹⁾

Solche Fälle können aber als Ausnahmen gelten; im allgemeinen ist die übliche Lokalisation des Zellenwachstums von allem äußeren Zwang unabhängig und nur die Folge eines inneren „Zwanges“, zu dessen Analyse uns zurzeit so gut wie alles fehlt. Über die verschiedene Lage, welche die eng umgrenzte wachsende Zone bei Zellen verschiedener Art haben kann, geben die Lehrbücher der Pflanzenanatomie und -entwicklungsgeschichte Aufschluß; wir halten uns hier an diejenigen Zellenformen, welche wie die Siphoneen, die Pilzhyphen, Wurzelhaare oder Pollenschläuche ausgesprochenes Spitzenwachstum haben, da an solchen Zellen bereits eine Reihe experimenteller Untersuchungen angestellt worden sind.

Ein in der Nährlösung submers wachsender *Vaucheria*-Faden verlängert sich durch Spitzenwachstum: Plasma und Membran verhalten sich also an der Spitze anders als an den anderen Stellen der Zelle. Da die von außen einwirkenden Faktoren an allen Teilen der Zelle offenbar gleichmäßig zur Wirkung kommen, muß der Grund für das unterschiedliche Verhalten der verschiedenen Zellenabschnitte in inneren Differenzen zwischen dem Spitzenteil und den weiter zurückliegenden Abschnitten zu suchen sein.

Es liegt nahe, die Lokalisation des Wachstums mit mikroskopisch wahrnehmbaren Differenzierungen im Zelleninneren, mit Verteilung und Lagerung von Cytoplasma, Zellkern u. dgl. in Zusammenhang zu bringen. In der Tat liegt an den wachsenden Scheiteln der Wurzelhaare, der Pilzhyphen, der Siphoneen usw. meist ein auffallend kräftiger Cytoplasmapropf, und *Haberlandt*²⁾ hat gezeigt, daß auch der Zellkern in wachsenden Wurzelhaaren usw. unmittelbar an deren Spitze

¹⁾ Pathologische Pflanzenanatomie, 1903, p. 237.

²⁾ Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen. Jena 1887. Vgl. auch Korschelt, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns (Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., 1889, Bd. IV), ferner Biolog. Zentralbl., 1889, Bd. VIII, p. 110.

zu finden ist. Diese einfachen Beziehungen zwischen Cytoplasma- und Zellkernlagerung einerseits, lokalisiertem Flächenwachstum der Membran andererseits bestehen indessen nicht; die Ansammlung von Cytoplasma an den wachsenden Stellen mag für ihr Wachstum insofern wenigstens zuweilen von Bedeutung sein, als ihm die zum Aufbau der wachsenden Membran erforderlichen Stoffe entnommen werden; vom Kern erscheint es aber durchaus fraglich, wenn nicht unwahrscheinlich, ob seine Nähe — stofflich oder dynamisch — für das lokale Membranwachstum bedeutungsvoll werden, und ob er seine Wirkung auf die Zellhautbildung nicht ebensogut bei größerem Abstand von der wachsenden Stelle ausüben kann. Die Lage des Zellkerns, der in Wurzelhaaren vieler Pflanzen mit auffallender Konstanz an der wachsenden Spitze zu finden ist, beweist natürlich nichts für Notwendigkeit und „Zweckmäßigkeit“ dieser Lagerung, um so weniger als bei vielen Wurzelhaaren, die ebenfalls durch Spitzenwachstum — und noch dazu überaus ergiebig — sich verlängern, der Kern konstant an der Basis des Haares liegt.¹⁾ Auch andere von Haberlandt (a. a. O.) herangezogene Beispiele, welche die Bedeutung der Lage des Zellkerns für das Wachstum der Membran erläutern sollten, haben, wie gezeigt werden konnte, keine Beweiskraft.²⁾ Daß die erste Anlage der Wurzelhaare auch dann, wenn sie aus umfangreichen, langgestreckten Epidermiszellen hervorgehen, unmittelbar über dem Zellkern sichtbar wird (Haberlandt), ist zuzugeben; dafür fehlt es nicht an Fällen, in welchen Ausstülpungen irgendwelcher Art unzweifelhaft unabhängig von der Lage des Zellkerns entstehen; das demonstrieren manche Thyllen³⁾, die Aussackungen und Verzweigungen an den einkernigen Zellen von *Basidiobolus ranarum*⁴⁾, die Ausstülpungen, die Kny⁵⁾ an *Spirogyra*-Zellen beobachten konnte u. a. m.⁶⁾

Auch den Cytoplasmaanhäufungen an wachsenden Stellen der Zelle — an den Spitzen der Siphoneen usw., den konkaven Stellen sich krümmender Pollenschläuche u. a. m. — können wir keine be-

¹⁾ Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. I, 1897, p. 50, E. Küster, Über die Beziehungen der Lage des Zellkerns zu Zellenwachstum und Membranbildung (Flora, 1907, Bd. 97, p. 1).

²⁾ Über die Lagerung des Kerns in den Zellen des Spaltöffnungsapparats und in Zellen mit verdickten Membranen vgl. Küster, 1907, a. a. O. Von den Erscheinungen des Membrandickenwachstums wird weiter unten noch zu sprechen sein.

³⁾ H. Molisch, Zur Kenntnis der Thyllen nebst Beobachtungen über Wundheilung in d. Pfl. (Sitzungsber. Akad. Wiss., Wien 1888, Math.-Naturw. Kl., Bd. XCVII, Abt. 1, p. 264).

⁴⁾ Raciborski, Über Schrittwachstum der Zelle s. o.

⁵⁾ Botanische Wandtafeln, 10. Abteilung; Text zu Tafel CIII, p. 454, 455, London 1906.

⁶⁾ Über die Mitteilungen von Smith über die Haustorien der Erysipheen und von Maire über die Entstehung der Basidiosporen und die Beteiligung des Zellkerns vgl. Pathol. Pflanzenanat. p. 101.

sondere Bedeutung für das lokale Wachstum der Zellwand beimessen. Wortmann¹⁾ hält die Plasmaanhäufungen an den konkaven Stellen sich krümmender *Phycomyces*-Fruchthyphen für die Ursache der Reizkrümmung, — offenbar mit Unrecht, wie Mitschka's Beobachtungen²⁾ an Pollenschläuchen gezeigt haben: die Anhäufung des Plasmas ist offenbar das Sekundäre, die Krümmung das Primäre in diesem Erscheinungskomplex.

Die Plasmapröpfe, welche die Spitzen wachsender Siphoneen und anderer mit Spitzenwachstum sich verlängernder Zellen ausfüllen, hat neuerdings Noll³⁾ eingehend an *Bryopsis* untersucht. Aus seinen Beobachtungen geht hervor, daß von der Hautschicht Reize auf das somatische Plasma ausgehen, daß die Beweglichkeit des letzteren unter dem Einfluß dieser Reize herabgesetzt wird, und es infolgedessen zur Ansammlung von Plasma an den wachsenden Stellen kommt; die ersten Anfangsstadien adventiver Vegetationspunkte treten bei *Bryopsis* und anderen Siphoneen dementsprechend an Orten auf, wo anfänglich noch strömendes somatisches Plasma vorhanden ist. „Auch bei Außerdienststellung eines Vegetationspunktes sieht man die Ansammlung embryonalen Plasmas erst allmählich und nachträglich verschwinden. So ist nicht allzu selten bei *Bryopsis*, auch bei *Derbesia*, zu beobachten, daß der Vegetationspunkt seine Tätigkeit aus unbekannten Gründen einstellt und in der Nähe sich die Membran in einem neuen Vegetationspunkt bereits vorzuwölben beginnt, während die Hauptmasse des embryonalen Plasmas noch unter dem eben erlöschenden Vegetationspunkt sich befindet. Der betreffende Vegetationspunkt wird also nicht deshalb untätig, weil ihm das embryonale Plasma verloren geht, sondern das letztere geht erst sekundär verloren, nachdem der betreffende Punkt durch irgendwelche Eingriffe oder Verhältnisse seine akrogenetische Tätigkeit eingestellt hat.“⁴⁾ Demnach ist die Plasmaanhäufung an wachsenden Zellenspitzen nur als stoffliefernde Masse, niemals aber als wachstumsanregender oder gar gestaltender Faktor von Bedeutung.⁵⁾

¹⁾ Zur Kenntnis der Reizbewegungen (Botan. Zeitg., 1887, Bd. 45, p. 785). Vgl. auch F. G. Kohl. Plasmaverteilung und Krümmungserscheinungen (Botan. Hefte: Forschungen aus d. bot. Garten zu Marburg, Bd. 1, H. 5).

²⁾ E. Mitschka, Über die Plasmaansammlung an der konkaven Seite gekrümmter Pollenschläuche (Ber. d. D. Bot. Ges., 1898, Bd. XVI, p. 164). Weitere Literatur bei Pfeffer: Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., 1904, Bd. II, p. 635.

³⁾ E. Noll, Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz (Biolog. Centralbl., 1903, Bd. XXIII, p. 281).

⁴⁾ Noll, a. a. O. p. 410.

⁵⁾ Embryonale Plasmaanhäufungen, welche den der wachsenden Zellenspitzen in allen Stücken entsprechen, kann man, wie Noll zeigte, auch durch Verwundung herbeiführen, „wobei die traumatische Plasmaansammlung, je nach Umständen, dauernd embryonalen Charakter beibehalten kann, oder nach Heilung der Wunde wieder zur

Daß lokal gehäufte Reservematerialien einen Einfluß auf lokalisiertes Wachstum und Gestaltung der Zelle haben könnten, wird durch das Gesagte wenig wahrscheinlich. Miehle¹⁾ stellte einige Centrifugenversuche mit den Thallusscheiteln von *Scoparia* an, deren Scheitelzellen am apikalen Ende eine große Menge fettähnlicher Körnchen aufgespeichert enthalten. Das Wachstum der Zellen wird aber dadurch, daß man die Inhaltskörperchen durch Centrifugenbehandlung ans basale Ende der Zelle schleudert, nicht geändert.

Die Betrachtung des „normalen“ Entwicklungsganges einer *Vaucheria*, eines *Mucor*-Fadens usw. lehrt nun bereits, daß an den von der wachsenden Spitze mehr oder weniger entfernt liegenden Teilen weder die Membran, noch das Plasma, noch die Beziehungen zwischen beiden sich dermaßen geändert haben, daß Membranwachstum überhaupt dauernd unmöglich geworden wäre. Wir sehen allenthalben an den *Mucor*-hyphen Nebenzweige entstehen, die uns beweisen, daß viele, wahrscheinlich sogar jede Stelle der Hyphe zu einem Seitenast auswachsen kann: das neueinsetzende Membranwachstum, das die Bildung eines Nebenastes voraussetzt, unterscheidet sich allerdings von dem früher betätigten Wachstum derselben Stelle, indem die Einlagerung neuer Teilchen bei jenem in anderer Richtung erfolgte als bei diesem. Wenn demnach die Fähigkeit zum Wachstum überhaupt an den älteren Teilen eines Phycomycetenfadens nicht erloschen ist, so ergeben sich ohne weiteres die Fragen: gelingt es, eine Zelle jener Art zur Bildung von Seitenästen künstlich anzuregen, und ferner: gelingt es, die Bildung neuer Wachstumsherde willkürlich zu lokalisieren?

Die Bildung von Seitenästen ist in hohem Maße abhängig von Wachstum und Zustand der Hauptspitze: bei *Mucor*-Fäden, *Bryopsis*-Pflanzen usw. entstehen auch bei ungestörtem Wachstumsfortgang der Hauptspitze in bestimmtem Abstand von ihr Seitenzweige, während bei Wurzelhaaren, bei *Derbesia* und an anderen Objekten die ungestörte Entwicklung des Hauptastes die Bildung von Seitenästen ausschließt oder

normalen somatischen Beschaffenheit mit normalen Lagerungsverhältnissen zurückkehren kann“ (a. a. O. p. 411). Die physiologische Bedeutung — Lieferung von Stoffen — wird bei den normalen wie bei den traumatischen Plasmaansammlungen wohl dieselbe sein. Von großem Interesse wäre es, auch noch durch andere, lokal auf die Siphoneenzelle wirkende Reize ähnliche Plasmaansammlungen experimentell hervorzurufen; vielleicht gelänge es dann, in der Analyse der Reize, welche beim normalen Spitzenwachstum die apikalen Plasmaansammlungen zustande kommen lassen, einen Schritt weiter zu kommen. — Auf die Plasma- und Kernumlagerungen, die sich nach Verwundung im Gewebe vieler Pflanzen bemerkbar machen, und die in Zusammenhang mit dem Wundheilprozeß gebracht worden sind, wird später zurückzukommen sein.

¹⁾ Wachstum, Regeneration und Polarität isolierter Zellen (Ber. d. D. Bot. Ges., 1905, Bd. XXIII, p. 257).

sehr zurückhält. Gewaltsame Störung der Spitze (z. B. durch Plasmolyse ¹⁾, oder Eingriffe anderer Art ²⁾) oder ihre Beseitigung führt zur Bildung neuer Wachstumsherde. Bleibt die Hauptspitze erhalten (wie bei Plasmolyse), so ist ihre nächste Nähe der bevorzugte Platz für Zweigneubildungen; es entstehen allerhand abnormale Verzweigungen (vgl. z. B. Reinhardt 1892 a. a. O.) dichotomer oder polytomer Natur. Aber auch ältere, weiter zurückliegende Teile können zu Wachstum und Seitenzweigbildung angeregt werden, wie z. B. das Verhalten verwundeter Pilzhypen lehrt.³⁾

Der Ort der Neubildung, an dem das lokalisierte Flächenwachstum einsetzt, läßt sich nach dem Gesagten insofern bestimmen, als wir die „Neigung“ gewisser Objekte, nach Plasmolyse in unmittelbarer Nähe der im Wachstum gestörten Hauptspitze oder nach Verletzung in nächster Nähe der Wunde und der Vernarbungsmembran neue Äste zu bilden, durch wiederholte Versuche kennen lernen können. In anderen Fällen sind und bleiben bestimmte Teile einer Zelle zu besonderen Wachstumsleistungen von vornherein prädisponiert: es zeigt sich, daß wir durch künstliche Eingriffe das basale Ende einer Zelle — z. B. einer *Cladophora* — zum Wachstum anregen können; Mische ⁴⁾ plasmolysierte Fäden einer marinen Species dieser Alge und übertrug sie hiernach wieder in Lösungen normalen osmotischen Druckes; in allen Teilen sind auch ausgewachsene Zellen wachstumsfähig, das basale Ende aber ist bevorzugt und in der größten Mehrzahl der Fälle lokalisiert sich das Wachstum eben nur auf dieses, das zu einem rhizoidartigen Gebilde auszuwachsen pflegt. Ähnliche Erscheinungen, die sich hinsichtlich der Lokalisation des Wachstums durch einen Hinweis auf die „Polarität“ der Organismen und der einzelnen Zellen mehr umschreiben als erklären lassen, beobachtete z. B. auch Tobler ⁵⁾ an isolierten Meeresalgenzellen. Völlig unklar bleiben schließlich diejenigen Fälle, in welchen scheinbar wahllos und „willkürlich“ eine Stelle der Zelloberfläche auswächst, obwohl die äußeren Bedingungen allenthalben gleichmäßig auf die

¹⁾ Vgl. besonders Reinhardt, Das Wachstum der Pilzhypen (Jahrb. f. wiss. Bot., 1892, Bd. XXIII, p. 557), Plasmolytische Studien z. Kenntnis des Wachstums der Zellmembran (Festschr. f. Schwendener, Berlin 1899; Küster, a. a. O. 1903, p. 120 ff. (dasselbst weitere Literaturangaben), ferner G. Stiehr, Über das Verhalten der Wurzelhäarchen gegen Lösungen, Dissertation, Kiel 1903.

²⁾ Literatur in meiner Pathologischen Pflanzenanatomie, p. 120 ff.

³⁾ P. Köhler, Beiträge zur Kenntnis der Reproduktions- und Regenerationsvorgänge bei Pilzen und der Bedingungen des Absterbens mycelialer Zellen von *Aspergillus niger* (Flora 1907, Bd. 97, p. 216; auch Dissertation, Leipzig 1907).

⁴⁾ Wachstum, Regeneration und Polarität isolierter Zellen (Ber. d. D. Bot. Ges. 1905, Bd. XXIII, p. 257).

⁵⁾ Über Eigenwachstum der Zelle und Pflanzenform. Versuche und Studien an Meeresalgen (Jahrb. f. wiss. Bot., 1903, Bd. XXXIX, p. 527).

Zellenoberfläche wirken und auch die mikroskopisch wahrnehmbaren Verhältnisse im Zelleninnern uns die Bevorzugung einer bestimmten Stelle nicht erklären können. Beispiele für Bildungen dieser Art scheinen mir z. B. die Rhizoidbildungen an Algen darzustellen, die bei Kultur in Zuckerlösungen¹⁾, oder unter dem Einfluß von Leuchtgas entstehen²⁾, um nur Bildungen „pathologischer“ Natur hier heranzuziehen.

Die Frage, ob es gelingt, Flächenwachstum der Membran an willkürlich vom Experimentator gewählten Stellen hervorzurufen, ist nach Besprechung der soeben erledigten Fälle noch nicht beantwortet. Nachfolgend soll über einige Beobachtungen berichtet werden, welche zeigen, daß das Wachstum von Zelle und Membran tatsächlich im angeführten Sinne und zwar an verschiedenen Objekten durch Mittel ganz heterogener Art beeinflußt werden kann.

Das Licht entscheidet über die Stelle der Zellenwand, an der sich das lokalisierte Wachstum betätigen soll, bei keimenden Eiern von *Cystoseira*³⁾ und *Fucus*⁴⁾: die dem auffallenden Lichte abgewandte Seite des Eies legt durch Flächenwachstum der Membran ein Rhizoid an.

Die Eier von *Fucus* ferner sind, wie Kniep (a. a. O.) gezeigt hat, ein günstiges Objekt, den Einfluß chemischer Reize auf die Lokalisation des Wachstums zu erweisen: legt man neben jene ein Stückchen *Fucus*-Thallus, so bildet sich die Rhizoidanlage stets auf der Seite des Eies, die dem Thallusstück zugewandt ist. Chemische Reize veranlassen wohl auch die Entstehung der Kopulationsschläuche bei *Spirogyra*.⁵⁾

Durch Druck konnte an Fruchthyphen von *Phycomyces nitens* Köhler lokale Rhizoidbildung hervorrufen⁶⁾ (vgl. Fig. 1). Kontakt veranlaßt nach Borge⁷⁾ an Algen dieselbe Erscheinung u. dgl. m.

¹⁾ Borge, Über die Rhizoidbildung bei einigen fadenförmigen Chlorophyceen, Dissertation, Upsala 1894.

²⁾ Z. Woycicki, Über pathologische Wachstumserscheinungen bei *Spirogyra*- und *Mongeotia*-arten in Laboratoriumskulturen (Ber. d. D. Bot. Ges., 1907, Bd. XXV, p. 527).

³⁾ H. Winkler, Über den Einfluß äußerer Faktoren auf die Teilung der Eier von *Cystosira barbata* (Ber. d. D. Bot. Ges., 1900, Bd. XVIII, p. 297).

⁴⁾ E. Küster, Normale und abnormale Keimungen bei *Fucus* (Ber. d. D. Bot. Ges., 1906, Bd. XXIV, p. 523); H. Kniep, Beiträge zur Keimungsphysiologie und -Biologie von *Fucus* (Jahrb. f. wiss. Bot., 1907, Bd. XLIV, p. 635).

⁵⁾ Vgl. Haberlandt, Zur Kenntnis der Konjugation bei *Spirogyra* (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Kl.; 1890, Bd. 99).

⁶⁾ S. oben p. 469, Anm. 3.

⁷⁾ S. oben p. 470, Anm. 1. Nach Kny (Botan. Wandtafeln, a. a. O., p. 455) werden die Zellen von *Spirogyra* durch Wundreiz stark disponiert, auf Kontakt hin Rhizoide zu bilden.

Die eben erwähnten Spirogyren sind vielleicht schon besser einer weiteren Serie von Beispielen einzureihen, bei welchen die vorliegende Zelle nicht an der Stelle, wo irgendein wirksamer Faktor sie maximal affiziert, zu lokalem Wachstum angeregt wird, sondern bei welchen die Flanken cylindrischer Zellen gleichermaßen unter die Wirkung eines wachstumanregenden Faktors geraten; wir sind dann wohl imstande, willkürlich das neuauftretende Wachstum auf einer beliebig gewählten Seite oder Flankenlinie der Zellen-cylinder sich betätigen zu lassen; von welchen „inneren“ Faktoren aber im einzelnen die Wahl des Punktes abhängt, die zum Centrum der neuen Wachstumstätigkeit wird, bleibt unergründet.

Nordhausen¹⁾ zeigte, daß bei *Bryopsis*-Pflänzchen, welche annähernd senkrecht zur Verzweigungsebene der Fiedern belichtet werden, auf der belichteten Seite der Hauptachsen neue Vegetationspunkte entstehen.

Raciborski²⁾ beobachtete an *Basidiobolus ranarum*, daß die Zellen dann, wenn in ihre Nähe neue Nahrung gebracht wird, auf die chemischen Reize, die von dieser ausgehen, mit Zweigbildung reagieren; wie Fig. 2 andeutet, entstehen die neuen Zweige sämtlich auf der Seite des Zellenfadens, der dem neudargebotenen Nährboden zugewandt ist. Wie die Abbildung zeigt, entstehen die neuen Zweige an den apikalen und basalen Polen der Zellen, über deren Bevorzugung durch „innere“ Faktoren schon oben zu sprechen war (p. 469). Trophische Reize können somit nicht nur das Wachstum vorhandener Hyphen (chemotrop) lenken, sondern auch lokalisierend auf Neubildungen wirken.

Noch problematisch ist, ob Wachstum und Zweigbildung an einzelligen Organismen (z. B. an *Mucor*-Fäden) in der Weise lokalisiert werden kann, wie es Noll³⁾ angegeben hat:



Fig. 1. Sporangium-träger von *Phycomyces nitens* mit seitlichen Prolifikationen (nach Köhler).

¹⁾ Über Richtung und Wachstum der Seitenwurzeln unter dem Einfluß äußerer und innerer Faktoren (Jahrb. f. wiss. Bot., 1907, Bd. XLIV, p. 557, 629).

²⁾ S. oben p. 464, Anm. 1. Vergleichbare Erscheinungen beobachtete Bitter an *Microdictyon* (Zur Morphol. u. Physiol. v. *Microdictyon umbilicatum*, Jahrb. f. wiss. Bot., 1900, Bd. XXXIV, p. 199).

³⁾ Über den bestimmenden Einfluß von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln (Landwirtsch. Jahrb., 1900, Bd. XXIX, p. 361).

nach diesem Autor entstehen an bogenlinig gewachsenen Hyphen die Nebenzweige stets — oder doch vorzugsweise — auf den Konvex-

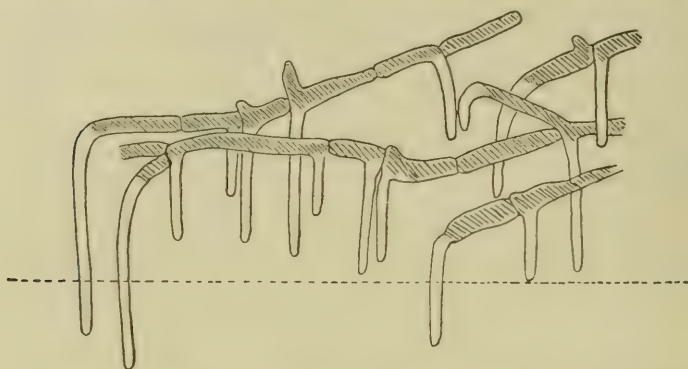


Fig. 2. Verzweigung von Zellen (*Basidiobolus ranarum*) unter dem Einfluß chemischer Reize; die vor Darbietung frischer Nährstoffe bereits entwickelten Teile des Pilzes sind schraffiert (nach Raciborski).

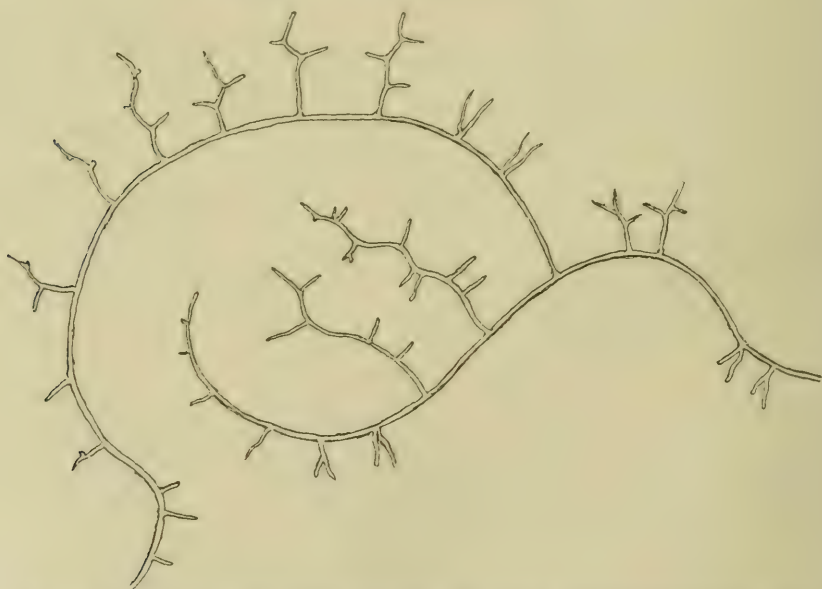


Fig. 3. Bogenlinig gewachsene Hyphen von einer Gelatineplattenkultur des *Rhizopus nigricans* (nach Noll).

seiten (vgl. Fig. 3): den Einfluß, den die Form der Zelle hier haben sollte („Morphästhesie“), hat Noll selbst später¹⁾ auf die in ge-

¹⁾ Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz (Biolog. Centralbl., 1903, Bd. XXIII, p. 281, 404).

krümmten Zellen realisierten Oberflächenspannungsdifferenzen zurückgeführt („morphostatische Oberflächenspannung, Formspannung“). Nach den von Nordhausen (a. a. O.) geäußerten Bedenken muß es zweifelhaft erscheinen, ob in den von Noll geschilderten und in ähnlichen Fällen die Krümmung das Primäre und die Zweigbildung das Sekundäre ist, oder ob die kausalen Beziehungen gerade umgekehrt sind.¹⁾

Diejenigen Wachstumslokalisationen, die auf Reize der verschiedensten Art hin tropistische Krümmungserscheinungen und Formveränderungen wachsender Zellen hervorrufen, darf ich hier übergehen, ihre Besprechung würde uns von den Fragen der entwicklungsmechanischen Anatomie zu den Problemen der Reizphysiologie führen.

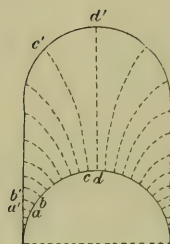


Fig. 4. Schema des Spitzenwachstums einer Pilzhyphe (nach Reinhardt aus Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie).

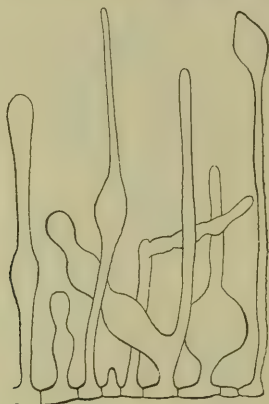


Fig. 5. Atypisches Wachstum der Wurzelhaare von Senfkeimlingen unter dem Einfluß verdünnter Sublimatlösung.

Die nähere Betrachtung des lokalisierten Membran- und Zellwachstums macht uns noch mit einer anderen Gruppe von Erscheinungen — normalen und pathologischen — bekannt. Reinhardt²⁾ hat das Spitzenwachstum einer Pilzhyphe mit nebenstehender Figur veranschaulicht, welche zwei Entwicklungsstadien einer wachsenden Pilzhyphe (vgl. Fig. 4) übereinander zeigt: Punkt d kommt nach d' zu liegen, c auf c' usw.; das Stück cd wächst also zu der großen Strecke c'd' heran, alle von der Spitze weiter entfernten, basal-

¹⁾ Für die von Noll vertretene Ansicht spricht vielleicht das Verhalten der Zellen mancher Spirogyraarten, die sich erst krümmen und dann auf ihrer Konvexseite Rhizoiden entwickeln (vgl. auch Borge und Kny a. a. O.). Bei der Bedeutung des Kontaktreizes für die Rhizoidbildung (s. o.) wäre aber gerade bei diesem Objekt zunächst festzustellen, ob nicht die konvexe Seite hinsichtlich der Rhizoidbildung nur deswegen die bevorzugte ist, weil sie Kontaktreizen mehr ausgesetzt ist als die konkave Flanke der Zelle.

²⁾ A. a. O., 1892; s. oben p. 469, Anm. 1.

wärts folgenden Abschnitte zeigen immer geringeres Flächenwachstum, und die kleinere Strecke *ab* erfährt bei ihrer Verschiebung nach *a'b'* nur ganz geringen Zuwachs. Werden die Regulationen, welche die Wachstumsintensität der verschiedenen Membranzonen in der angeführten Weise bestimmen, durch irgendwelche Eingriffe gestört, wachsen z. B. auch die an die Zone *cd* angrenzenden Teile ebenso stark wie diese oder ist der Abfall der Wachstumsintensität von *d* nach *c* und *b* schneller als beim ungestörten Verlauf der Entwicklung, so nimmt die betreffende Zelle natürlich nicht die typische Gestalt des Cylinders an, sondern ihr Wachstum wird „atypisch“ und produziert allerhand Auftreibungen, Einschnürungen usw. Im Experiment gelingt es nun leicht, die normalen Regulationen zu stören und an Wurzelhaaren usw. abnormale Formen, wie sie Fig. 5 zeigt, hervorzurufen; Schwankungen der Temperatur, Änderungen des osmotischen Druckes im umgebenden Medium, sowie Behandlung mit Giften, die vielleicht Änderung des Turgordruckes bedingen und dadurch wirksam werden, geben die gleichen oder doch ähnliche Resultate. Es handelt sich dabei um dieselben Faktoren, welche, wie wir oben (p. 469) auseinandersetzen, bei hinreichend intensiver Wirkung Verzweigungen der einzelligen Gebilde hervorrufen. Nach Stiehr¹⁾ sind Elektrolyte besonders wirksam.

Über die Einzelheiten der Reizwirkung bleibt bei der Mannigfaltigkeit der entstehenden Formen das meiste noch zu klären. Verhältnismäßig gut erforscht ist die Bildung der sog. „Kugelhefe“, die bei verschiedenen *Mucor*-Arten leicht hervorgerufen werden kann. Im Anschluß an die Versuche von Klebs²⁾ hat G. Ritter³⁾ festgestellt, daß die Sporen von *Mucor spinosus* in Lösungen von organischen und anorganischen Säuren, welche Ammoniumnitrat oder Chloride enthalten, zu ansehnlichen (bis 800 μ großen) Kugeln heranwachsen können; auch an normal entwickelten Hyphen bilden sich — vermutlich an den fortwachsenden Spitzen — ähnliche „Riesenzellen“ (vgl. Fig. 6). Ähnlich wie *M. spinosus* verhält sich *M. racemosus*; auch bei anderen Schimmelpilzen treten ähnliche Riesenkugelzellen unter dem Einfluß von Giften organischer und anorganischer Natur auf (z. B. an *Aspergillus* unter dem Einfluß von Jod u. a., vergleiche Raciborski⁴⁾). Die Kugelzellen von *Mucor* wie *Aspergillus* können unter geeigneten Kulturbedingungen zu normalen Hyphen „auskeimen“.

¹⁾ S. oben p. 469, Anm. 1.

²⁾ Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896, p. 512 ff.

³⁾ Über Kugelhefe und Riesenzellen bei einigen Mucoraceen (Ber. d. D. Bot. Ges., 1907, Bd. XXV, p. 255).

⁴⁾ Einige Chemomorphosen des *Aspergillus niger* (Bull. de l'Acad. Sc., Cracovie, déc. 1905 [1906]).

Ganz analoge Beispiele liefert das normal-anatomische Verhalten vieler Pflanzen und Pflanzenteile, das Aufschwellen wachsender Hyphen-
spitzen zu Sporangien, Oogonien u. dgl., die Oogonien- und Zoospo-
rangienbildung der Vaucherien, die Einschnürungen des *Leptomit*us,
das unregelmäßige Wachstum, das wir von manchen Pflanzenhaaren
her kennen ¹⁾ usw.

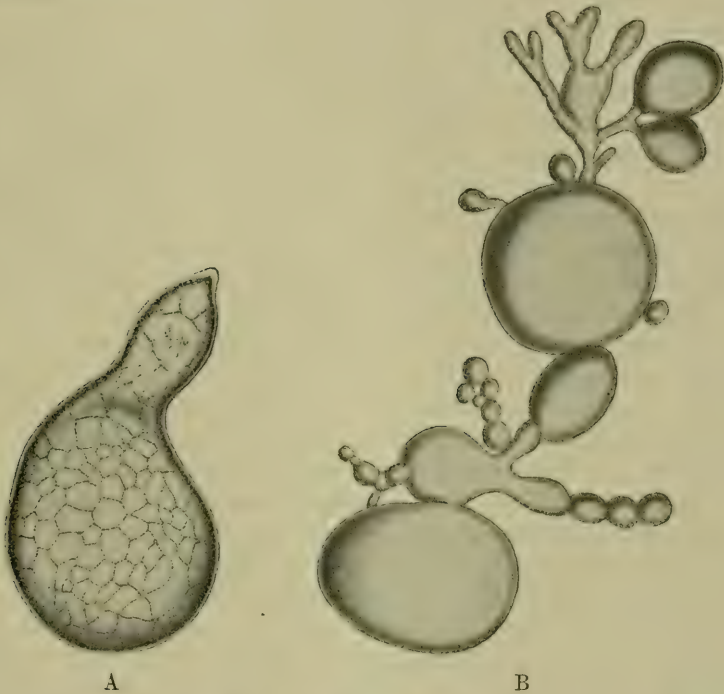


Fig. 6. A Kugelhefe von *Mucor spinosus* (in $\frac{1}{2}$ proz. Zitronensäure und Zucker-
Ammoniumnitratlösung nach 8 Tagen). B Dasselbe von *M. racemosus* (14tägige
Kultur in 4proz. Glukose, 0,7proz. Ammoniumnitrat und 8,2proz. Chlornatrium)
(nach G. Ritter).

Nach den Befunden der pathologischen, experimentellen Anatomie
werden wir zu dem Schluß geführt, daß auch bei der Erweiterung
einer Hyphe zum Sporangium, bei der Kopfbildung der *Aspergillus*-
Fruchthyphie usw. ständig jene osmotischen oder ähnlich wirksame
Faktoren in Aktion treten, die bei Wurzelhaaren usw. Abweichungen
vom typischen Wachstumsverlauf bedingen.²⁾

¹⁾ Vgl. z. B. Kny, Botan. Wandtafeln, No. 6. — Berthold's Ansicht über
die Beziehungen zwischen Zellform und Verteilung des Plasmas ist in seinen Studien
über Protoplasmamechanik (Leipzig 1886) p. 271 niedergelegt.

²⁾ Gewisse Erineumgallen werden durch die Form der sie zusammensetzenden
Haare merkwürdig (vgl. Küster, a. a. O., 1903, p. 110 ff.); bei manchen Gallen sind die

Darüber, welcher Art die gestaltenden Kräfte sein mögen, die bei Entstehung der Spicularzellen und der namentlich von Vöchting in abnormalen Gewebegeschwülsten beobachteten seltsam verzweigten Zellenformen¹⁾ sein mögen, lassen sich zurzeit noch keine Vermutungen begründen.

Nahe verwandt mit den erörterten Fragen ist eine weitere nach der Größe des bei Bildung eines Astes zum Wachstum angeregten Membranfeldes. Um wieder auf die Wurzelhaare zurückzugreifen, darf daran erinnert werden, daß bei ihrer Bildung nur ein kleiner Teil der Außenwand der Wurzelepidermiszelle auszuwachsen pflegt. Auch hier lassen sich künstlich die „Regulationen“ derart unterdrücken oder abändern, daß das auswachsende Membranfeld abnorm groß wird, oder gar die ganze Außenwand der Epidermiszelle am Wachstum teilnimmt; abnormale Erscheinungen dieser Art treten z. B. bei der Bildung von Wurzelhaaren (*Vicia Faba*) ein, die in ätherhaltigem Wasser sich entwickeln. Es wäre vielleicht nicht ohne Interesse, die Abhängigkeit der Größe der wachsenden Membranzone von äußeren Bedingungen zum Gegenstand einer näheren Untersuchung zu machen. —

Schon oben war davon die Rede, daß bei Bildung von Seitenzweigen an dem Faden einer *Vaucheria*, eines *Mucor* usw. die Richtung, in welcher das Flächenwachstum der Membran des Hauptastes vor sich geht, anders ist als bei dem Wachstum seiner Hauptspitze. Wir bringen im nachfolgenden noch einige Beispiele dafür, daß die Richtung des Wachstums von äußeren Faktoren beeinflusst und geändert werden kann.

Einflüsse mechanischer Natur sind beim sog. passiven Wachstum im Spiele. Unzweifelhaft können pflanzliche Zellen durch mechanischen Zug zum Wachstum in der Richtung des Zuges beeinflusst werden. Ich habe die Bedeutung des passiven Wachstums für Meeresalgen wahrscheinlich zu machen gesucht²⁾, bei welchen retorten- und

Haare in ihrer ganzen Ausdehnung cylindrisch, bei manchen anderen Arten bestehen sie aus einem cylindrischen Fußteil, auf welchen ein seltsam verbreiteter, gelappter oder pilzhutähnlich breiter Kopfteil folgt. Der Umschwung in den Turgeszenz- und den osmotischen Verhältnissen der Zelle, die wir auch hier vermutungsweise als Ursache der Wachstumsänderung ansprechen möchten, erfolgt bei Erineumhaaren der zweiten Art ganz plötzlich und offenbar ebenso unabhängig von äußeren Bedingungen, wie wir es für die meisten der oben angeführten Beispiele aus der normalen Anatomie annehmen dürfen.

¹⁾ H. Vöchting, Über Transplantation am Pflanzenkörper, Tübingen 1892, Zur Physiologie der Knollengewächse (Jahrb. f. wiss. Bot., 1900, Bd. XXXIV, p. 1) und besonders Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie, Tübingen 1908.

²⁾ E. Küster, Gewebespannungen und passives Wachstum bei Meeresalgen (Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin, 1899, p. 819).

flaschenhalsartig ausgezogene Zellen für die wachstums- und formbestimmende Wirkung des mechanischen (durch ungleiche Wachstumsintensität benachbarter Gewebe bedingten) Zuges sprechen. Ähnliche Zellenformen treten in gewissen Gallen und anderweitig auf¹⁾, und auch bei der Streckung der Zellen des sog. Sternparenchyms, des intercellularenreichen Parenchyms im Blütenboden der Kompositen, bei der Streckung jugendlicher Gefäße usw.²⁾ dürfte passives Wachstum im Spiele sein.

Bei Nathansohn's Versuchen³⁾, der unter dem Einfluß von Äther *Spirogyra*-Zellen tonnenförmig anschwellen sah, sind unmittelbare Beziehungen zwischen dem wirksam werdenden äußeren Faktor und der Richtung des resultierenden Membranflächenwachstums nicht erkennbar.⁴⁾

Auf die Faktoren, welche bei der normalen Ausbildung eines Organs wirksam sind, und für die Richtung, in welcher die einzelnen Gewebelemente wachsen, bestimmend werden, werfen vielleicht gewisse Gallenbildungen Licht. Bei bestimmten Gallen strecken sich die von dem Gallengift beeinflussten Zellen in der Richtung senkrecht zur Oberfläche des Organs (Dickenwachstum), bei anderen zeigen sie nur Wachstum parallel zur Oberfläche (Längen- und Flächenwachstum); auf das Wachstum folgen zumeist später reichliche Zellteilungen; es gibt viele Zellen, bei welchen das infizierte Organ sowohl Dicken- als auch Flächenwachstum zeigt, andere, bei welchen ausschließlich Dickenwachstum oder ausschließlich Flächenwachstum im Spiele ist.⁵⁾ Da Organe einer Species je nach Art und Natur des Parasiten bald mit Dicken-, bald mit Flächenwachstum auf die von jenem ausgehende

¹⁾ E. Küster, Cecidiologische Notizen, I (Flora, 1902, Bd. 90, p. 67, 71).

²⁾ Die Bedeutung des die Zellen dehnenden Turgors für deren Wachstum hat Hüber (Physik. Chemie der Zelle u. Gewebe, 1. Aufl., Leipzig 1902, p. 333) erkannt und überschätzt: vgl. z. B. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. II, 1904, p. 30 ff.

³⁾ A. Nathansohn, Physiolog. Untersuchungen über amitotische Kernteilungen (Jahrb. f. wiss. Bot., 1900, Bd. XXXV, p. 48) und J. J. Gerassimow, Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle (Bull. Soc. imp. Naturalistes de Moscou, 1901, No. 1 u. 2, p. 198).

⁴⁾ Gelegentlich der Kontroverse über die Plasmoptyse der Bakterien sind wiederholt die an Bakterien unter dem Einfluß saurer und alkalischer Reagentien auftretenden Abrundungen des *Vibrio Proteus* zur Sprache gekommen (A. Fischer, Über Plasmoptyse der Bakterien, Ber. d. D. Bot. Ges., 1906, Bd. XXIV, p. 55; L. Garbowski, Plasmoptyse und Abrundung bei *Vibrio Proteus*, *ibid.*, p. 477); daß diese mit dem oben gegebenen Beispiel in Parallele gesetzt werden können, ist unwahrscheinlich. Bei den bekannten (dauernden) Aufblähungen, welche als „Involutionsformen“ wiederholt beschrieben worden sind, haben wir es wohl mit Gebilden zu tun, welche hinsichtlich ihrer Entwicklungsgeschichte den oben p. 469 (oben) besprochenen an die Seite gesetzt werden dürfen.

⁵⁾ Vgl. E. Küster, Beiträge zur Anatomie der Gallen (Flora, 1900, Bd. LXXXVII, p. 117); Cecidiologische Notizen, I (*ibid.*, 1902, Bd. XC, p. 67).

Reizung reagieren, wird die Möglichkeit in Erwägung zu ziehen sein, ob nicht auch stoffliche Einflüsse die Richtung des Zellenwachstums mitbestimmen können. Der Nachweis einer derartigen stofflichen Beeinflussung wäre von größtem Interesse und würde gewiß auch Vorgänge der normalen Entwicklungsgeschichte klären helfen. Woher kommt es, daß im normalen Verlauf die Gewebebildung Zellen mancher Art durch lokalisiertes, nur in einer Richtung sich betätigendes Wachstum langgestreckte Schlauchform annehmen, während andere Elemente ihrer nächsten Nachbarschaft von dieser „Tendenz“ nichts erkennen lassen? Man vergleiche z. B. das Verhalten der Palisaden- und Schwammparenchymzellen in vielen Blattspreiten. Fragen dieser Art müssen zurzeit noch unbeantwortet bleiben und sind bisher vom entwicklungsmechanischen Standpunkt kaum in Angriff genommen worden.¹⁾ — Daß Zellen vorzugsweise oder gar ausschließlich in einer Richtung wachsen, beobachten wir unter abnormalen Verhältnissen auch an den auffälligen schlauchförmigen, sehr langen Zellen vieler Intumescenzen und der Lentizellenwucherungen.²⁾ Die unbekannten Faktoren, welche zur Bildung von Stengelkork führen, veranlassen die Zellen der Epidermis oder der Rinde zu Wachstum senkrecht zur Oberfläche des Organs; bei *Atragene alpina* veranlaßt Kontakt die Subepidermalzellen zu derselben Wachstumsbetätigung³⁾ u. dgl. m. —

Ganz kurz möchte ich noch auf die Frage hinweisen, ob und wie die feste Lagerung einer Zelle im Gewebe ihre Wachstumsfähigkeit mechanisch zu beeinflussen imstande ist. Der hemmende Einfluß, den die Nachbarschaft lebender turgeszenter Zellen ausüben kann, ist sicherlich oft überschätzt worden. Den Druck ihrer turgeszenten Nachbarschaft kann die wachsende Zelle gewiß oft leicht überwinden. Nach vorübergehender Plasmolyse sah Miehle⁴⁾ die Zellen von *Cladophora* sich in die lebenden Nachbarzellen vorstülpen; Epidermiszellen, die von *Synchytrium Taraxaci* infiziert worden sind, wuchern gegen das ihnen anliegende Mesophyll vor und drängen es beiseite⁵⁾ u. dgl. m. Wenn sich beim normalen Verlauf der Entwicklung die Zellen eines Gewebes in puncto ihres Wachstums gegenseitig im Schach halten, so werden wohl andere als rein mechanische Faktoren diese

¹⁾ Die Erklärung, die Rywosch (Über Palisadenzellen, Ber. d. D. Bot. Ges., 1907, Bd. XXV, p. 196) gegeben hat, kann nur als teleologische betrachtet werden.

²⁾ Ich glaube, auf diese Zellengebilde (Abbildungen habe ich 1903 a. a. O. gegeben) hier Bezug nehmen zu können, da sie vermutlich nicht durch Spitzenwachstum, sondern durch Streckung des ganzen Cylindermantels zu ihrer vollen Größe heranwachsen. Eingehendere Untersuchungen über diesen Punkt stehen noch aus.

³⁾ W. Toukoff, Über die Blattstielanschwellungen bei *Atragene alpina* (Ber. d. D. Bot. Ges., 1894, Bd. XII, p. 40); daselbst Literaturnachweise über ähnliche Fälle.

⁴⁾ S. oben p. 469, Anm. 1.

⁵⁾ Abbildungen bei Lüdi, Beiträge z. Kenntnis der Chytridiaceen (Hedwigia, 1901, Bd. XL, p. 1).

Regulation bedingen; fallen andererseits die bescheidenen mechanischen Hemmungen, welche turgeszente Nachbarzellen bedingen, nach gewaltsamer Beseitigung der letzteren fort — wie bei der Verwundung —, so werden wir die nach dem Eingriff erfolgenden Reaktionen der bloßgelegten Zellen nicht oder nur zum kleinsten Teil auf das Wegfallen der mechanischen Hemmung zurückführen dürfen¹⁾ und in erster Linie andere (atmungs-, ernährungsphysiologische u. a.) Bedingungen, die sich gleichzeitig mit den mechanischen Faktoren ändern, für die eintretenden Reaktionen verantwortlich machen müssen.²⁾ Auch wenn Epidermiszellen bei normaler wie pathologischer Haarbildung gerade an dem Teil ihrer Membran wachsen, welche nicht dem Druck ihrer Nachbarzellen ausgesetzt ist, d. h. an der Außenwand, so werden wir nicht übersehen dürfen, daß die Außenwand einer Epidermiszelle — auch abgesehen von den durch den Gewebeverband bedingten Druckverhältnissen — unter ganz anderen Bedingungen steht (Sauerstoffversorgung, Transpiration, bei submersen Teilen Wasseraufnahme u. a. m.) als die Innen- und Seitenwände.³⁾

Wenn es später glücken wird, die Gründe für das Aufhören des Zellenwachstums näher zu analysieren, werden uns auch die Bedingungen, von deren Realisierung der Beginn des Zellenwachstums ab-

¹⁾ Dieselben Betrachtungen dürften auch bei Beurteilung der an tierischen und menschlichen Geweben eintretenden abnormalen Wachstumserscheinungen zulässig sein. Daß bei der Regulation, welche bei normaler Entwicklung Wachstum und Größenverhältnis der einzelnen Zellen festlegt, Hemmungen nichtmechanischer Natur vielfach ihre Rolle spielen, ist sehr wahrscheinlich; ob freilich bei dem nach irgendwelchen Eingriffen eintretenden Wachstum einer Zelle Beseitigung der bisher wirkenden Hemmungen vorliegt oder deren Überwindung möglich geworden ist, wird schwer zu entscheiden sein. Man vergleiche hierzu Boll: Das Prinzip des Wachstums, Berlin 1876 und namentlich C. Weigert: Die Lebensäußerungen der Zellen unter pathologischen Verhältnissen (Bericht d. Senckenbergischen Naturforsch. Ges., 1886), Neue Fragestellungen in der pathologischen Anatomie (Ges. Deutscher Naturf. u. Ärzte, Verhandl., Allgem. Teil, 1896).

²⁾ Vgl. z. B. Palla's Beobachtungen über das Wachstum der Zellen von Mougeotiopsis: die Zellen, welche nach Verwundung zu Endzellen des Fadens werden, wachsen besonders stark, obschon auch vor der Verwundung der Zellenverband kein Hindernis mechanischer Art bedeuten konnte (Über eine neue, pyrenoidlose Art und Gattung der Konjugaten, Ber. d. D. Bot. Ges., 1894, Bd. XII, p. 228).

³⁾ Ähnliche Unterschiede in den Entwicklungsbedingungen bestehen zwischen denjenigen Wänden, welche an Interzellularräumen oder an Nachbarzellen anliegen. Ihren Ausdruck finden diese verschiedenen Bedingungen schon bei der ruhenden Zelle in der vielfach streng gesetzmäßigen Verteilung der Chromatophoren. Wenn beim Wachstum der Zellen die ans Interzellularraumsystem grenzenden Wände sich vorzugsweise oder ausschließlich betätigen, so liegt kein Zwang vor, die Druckverhältnisse dafür verantwortlich zu machen. Als Beispiele nenne ich die „inneren“ Haare der Nymphaeaceen und die cellularen Füllungen, welche in Sekretlücken, Harzgängen und luftführenden Interzellularräumen auftreten; über die letzteren thyllenähnlichen Gebilde habe ich früher (Pathol. Pflanzenanatomie 1903, p. 105 ff.) Literaturnachweise zusammengestellt.

hängt, klarer werden. Vorläufig können wir uns nur in wenigen Fällen auf die Frage nach dem Stillstand des Wachstums mit Vermutungen antworten.¹⁾ Das wichtigste Beispiel dafür, das innere Vorgänge chemischen Charakters der Zelle die Fähigkeit zum Wachstum nehmen können, sind die Zellen mit verholzten Wänden: vor allem aus den Untersuchungen Schellenberg's²⁾ ist bekannt, daß verholzte Zellwände kein Flächenwachstum mehr erfahren. Freilich wäre es — zumal nach den Mitteilungen Crüger's³⁾ — wohl vorstellbar, daß die wachstumhemmenden chemischen (oder morphologischen) Eigentümlichkeiten wieder schwinden, und die Zellen durch einen Dedifferenzierungsvorgang⁴⁾ wieder wachstumsfähig werden können.

II. Teilung der Zelle.

Die Teilung der Zellen folgt beim typischen Entwicklungsverlauf einzelliger und vielzelliger Organismen so regelmäßig auf Wachstum, daß die Größe der einzelnen Zellen durch ihre präzis eintretenden

¹⁾ Relativ einfach liegen die Verhältnisse wohl bei den Zellen vieler hyperhydrischer Gewebe, welche so lange zu wachsen scheinen („Streckungswachstum“), bis ihr Inhalt an Materialien erschöpft ist; dem Stillstand des Wachstums folgt oft bald der Tod der Zelle. Andererseits fehlt es bekanntlich nicht an Fällen, in welchen Zellen, die mit Stoffen geradezu vollgestopft sind, ihr Wachstum einstellen. — Nach Haberlandt (Physiol. Pflanzenanatomie, 3. Aufl., Leipzig 1904, p. 196) stellen Wurzelhaare ihr Wachstum unter dem Einfluß des Kontaktes ein, wenn sie mit Erdpartikelchen in Berührung kommen.

²⁾ H. Schellenberg, Beiträge zur Kenntnis der verholzten Membranen (Jahrb. f. wiss. Bot., 1896, Bd. XXIX, p. 237); ferner besonders O. Warburg, Über den Einfluß der Verholzung auf die Lebensvorgänge des Zellinhalts (Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XI, p. 425).

³⁾ H. Crüger, Einiges über die Gewebsveränderungen bei der Fortpflanzung durch Stecklinge (Botan. Zeitg., 1860, Bd. XVIII, p. 369): „Man kann als Regel aufstellen, daß alle Parenchymzellen, welche nicht ganz dem Tode anheimgefallen sind, von diesem Teilungsprozeß ergriffen werden können. Dicke und getüpfelte Wände sind hierbei kein Hindernis, die Verdickungsschichten quellen wieder auf und werden soweit resorbiert, daß bei einigen Pflanzen die Tüpfelung ganz verschwindet. Bei weiterer Zellbildung, wenn nämlich noch ferner Tochterzellen in den erstgebildeten erscheinen, werden dann die äußersten Membranen auch resorbiert und man erkennt die ursprüngliche Struktur der Gewebe nicht mehr“ (Sansevieria). Bei *Portulaca* ist es „leicht zu beobachten, wie die dicken Celluloselagen der Mutterzelle sich auflösen, ehe sie mehr oder weniger vollständig verschwinden“.

⁴⁾ Daß die starre Cellulosewand den Pflanzenzellen die Fähigkeit zur Dedifferenzierung oder Verjüngung nicht durchaus nimmt, zeigen schon Crüger's Beobachtungen. Es ist anzunehmen, daß ähnliche Vorgänge auch anderweitig im Pflanzenleben ihre Rolle spielen. — Über die Bedeutung der Dedifferenzierung vgl. auch Eugen Schultze, Über umkehrbare Entwicklungsprozesse und ihre Bedeutung für eine Theorie der Vererbung (Leipzig 1908).

Teilungen ständig reguliert und ein für Species und Gewebsart kennzeichnendes Maximum der Zellengröße im allgemeinen nicht überschritten wird. In ähnlicher Verkettung zeigen sich Kernteilung und Zellteilung miteinander, derart, daß die Kernteilung bei Organismen mit einkernigen Zellen immer der Zellteilung vorausgeht und diese geradezu vorzubereiten scheint. Da bei den Pflanzenzellen die Bildung einer Cellulosequerwand das deutlichste Anzeichen für die zum Abschluß gekommene Zellteilung ist, werden wir uns vorzugsweise an die Erscheinung der Querwandbildung halten.¹⁾

Wir wollen im folgenden die Beziehungen zwischen Wachstum und Teilung einerseits, die zwischen Kernteilung und Zellteilung andererseits etwas eingehender diskutieren und ferner über den Ort, an welchem die Querwand gebildet wird, und die Richtung, in der sie die sich teilende Zelle fächert, einige Betrachtungen anstellen.

1. Beziehungen zwischen Wachstum und Zellteilung.

Die unauflösliche Verkettung, mit welcher bei ungestörter Entwicklung die Zellteilung in sehr vielen Fällen dem Wachstum der Zelle folgt, macht es verständlich, daß man diese Folge zwei verschiedener Prozesse falsch gedeutet und in dem Wachstum der Zelle über die ihr zukommende „Normalgröße“ hinaus geradezu die Ursache der Zellteilung zu finden gemeint hat. Nach Jickeli²⁾ war Bütschli der erste, der auf Grund seiner Untersuchungen an Protozoen die gesetzmäßige Abhängigkeit der Teilung von einer bestimmten Größenzunahme der Zelle bestritt und den Satz aufstellte: „Ein Gesetz, daß die Teilung erst dann eintrete, wenn ein Maximum des Wachstums überschritten würde, existiert bei den Infusorien nicht.“³⁾ Eingehende Studien haben es nun für Objekte der verschiedensten Art erwiesen, daß zwar durch das Wachstum oder besser während

¹⁾ Daß es mit Membrangerüst ausgestattete Pflanzen gibt, welchen die Fähigkeit zur Querwandbildung abgeht, lehren z. B. Hydrodictyon und verwandte Formen. Die Zellen von Hydrodictyon septieren sich nicht, sind aber, wie sich nach Plasmolyse zeigt, sehr wohl zur Bildung neuer Membransubstanz befähigt; auch ist das Leben der Hydrodictyonzelle keineswegs von der Integrität ihres gesamten Plasmainhalts abhängig, wie sich durch plasmolytische Zerfällung des Plasmas in mehrere Portionen zeigen läßt. Vielkernig, aber unfähig zur Teilung sind die Internodialzellen der Characeen (vgl. Strasburger, Über die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellkerne, Histolog. Beiträge, Heft 5, Jena 1893, p. 100) u. dgl. m.

²⁾ Die Unvollkommenheit des Stoffwechsels als Veranlassung für Vermehrung, Wachstum, Differenzierung, Rückbildung und Tod der Lebewesen im Kampf ums Dasein. Berlin 1902, p. 1.

³⁾ O. Bütschli, Studien über die erste Entwicklung der Zellen und die Konjugation der Infusorien (Abhandl. der Senckenbergischen Ges., 1876, Bd. X.) Citiert nach Jickeli, der auch noch zahlreiche weitere Literaturnachweise bringt.

des Wachstums der Zellen die Bedingungen realisiert zu werden pflegen, welche die Zellenteilung auslösen; Wachstum und Teilung der Zelle sind aber Vorgänge, die von ganz verschiedenen Bedingungskombinationen abhängig sind. Dafür sprechen die Tatsachen, daß vielfach Zellen weit über ihr „Normalmaß“ hinauswachsen, ohne daß sie sich teilen, und daß andererseits Zellen sich teilen können, ohne vorher gewachsen zu sein. In Fällen der ersten Art nehmen wir an, daß nur die für Wachstum erforderlichen Bedingungen in der Zelle erfüllt waren; in Fällen der zweiten Art fehlte es an diesen, und nur die für die Zellenteilung erforderlichen Bedingungen waren verwirklicht. Beispiele für beiderlei Trennungen der zwei Vorgänge voneinander liefert sowohl die normale, als auch namentlich die pathologische Pflanzenanatomie.

Daß typischerweise Zellenteilungen ohne vorangegangenes Wachstum eintreten können, lehrt die Betrachtung der ♂ und ♀ Prothallien heterosporer Farne, der Keimungsstadien der Dacryomycetensporen, der Phellogenmutterzellen mancher Pflanzen, der Segmentzellen von *Stypocaulon* u. a. m. Vor allem wichtig ist aber, daß man künstlich die Bedingungen für das Wachstum ausschließen oder wenigstens verschlechtern kann, ohne die für die Teilung auszuschließen. An einzelligen Organismen verschiedener Art gelingt es, vorzeitige Teilung hervorzurufen und die Entwicklung von Zwergindividuen zu veranlassen, die an Größe weit hinter den „normalen“ Exemplaren zurückbleiben. Klebs¹⁾ erzielte Desmidiaceenzwerge (*Euastrum*) bei Kultur in 10proz. Rohrzuckerlösung; ähnliches gelang auch an anderen Objekten. In anderen Fällen kann man vollends das Wachstum ganz ausschalten und gleichzeitig rege Zellenteilung hervorrufen. Winkler²⁾ beobachtete, daß an isolierten, als Blattstecklinge kultivierten Blättern von *Torenia asiatica* die Zellen der oberseitigen Epidermis sich lebhaft teilen; Wachstum bleibt dabei zunächst ausgeschlossen; Winkler schlägt vor, diese Zellenfächerung, bei welcher Wachstum ausgeschlossen

¹⁾ G. Klebs, Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzellen (Tübinger Untersuch., 1888, Bd. II, p. 547).

²⁾ Über regenerative Sproßbildung auf den Blättern von *Torenia asiatica* L. (Ber. d. D. Bot. Ges., 1903, Bd. XXI, p. 96). Um „Furchung“ handelt es sich offenbar auch bei den Teilungen der Epidermiszellen, welche nach Hansen's Untersuchungen (Vergleich. Unters. über Adventivbildungen bei den Pflanzen, Abhandl. d. Senckenbergischen naturf. Ges., 1881, Bd. XII) die Bildung von Adventivsprossen auf den Blättern der Begonien einleiten. — Normale „Furchung“ der Epidermiszellen beschrieb z. B. H. Schulze (Beiträge zur Blattanatomie der Rutaceen, Beih. z. Botan. Zentralbl. 1902, Bd. XII, p. 55): manche Epidermiszellen parzellieren sich und bilden in jeder Parzelle einen Kristall von Calciumoxalat aus. Daß Zellenteilung (ohne Wachstum) und Kristallbildung an denselben Epidermiszellen wahrnehmbar wird, ist offenbar kein Zufall; vermutlich helfen dieselben chemischen Veränderungen, welche ihren sichtbaren Ausdruck in der Kristallbildung finden, die für die Zellteilung notwendigen Bedingungen verwirklichen.

bleibt, als „Furchung“ zu bezeichnen. Die Kambiumzellen, welche unter dem Einfluß des Wundreizes durch Teilung die Bildung von Wundholz vorbereiten, septieren sich, wie de Vries¹⁾ geschildert hat, durch Querwände, deren Bildung ebenfalls kein Wachstum vorausgehen dürfte. Die Wachstumsfähigkeit fehlt den Zellen und Zellmembranen in diesen und in ähnlichen Fällen keineswegs, — das geht aus ihrem nachfolgenden Wachstum, das unter Umständen sehr lebhaft sich betätigt, deutlich genug hervor; nach unserer Auffassung sind in jenen Zellen und Zellkomplexen nur zeitweilig die Bedingungen des Zellwachstums nicht realisiert, und unsere Beispiele sollen zeigen, daß ungeachtet der „Hemmung“ des Wachstums die Teilung sehr wohl und zu wiederholten Malen vor sich gehen kann, so daß offenbar weder Wachstum und Volumenzunahme unerläßliche Vorbedingungen für die Teilung darstellen, noch diese Vorbedingungen ausschließlich während des Wachstums realisiert werden können.

Anders liegen die Verhältnisse bei der „Furchung“, die Klebs²⁾ an *Hormidium nitens* bei Kultur in Kongorotlösung beobachten konnte; die Imprägnation der Membranen mit letzterem hemmt ihr Flächenwachstum; Klebs beobachtete, daß die Zellen kugelig anschwellen und sich wiederholt teilen. — Ähnliche Beobachtungen werden sich vielleicht an lebenden Zellen mit verholzten Membranen machen lassen (vgl. oben p. 480) oder an Zellen, welchen man durch Eingipsen die Möglichkeit zum Wachsen, nicht aber die Fähigkeit sich zu teilen genommen hat.³⁾

Umgekehrt wird unter anderen Umständen das Wachstum der Zelle gefördert und ihre Teilung unmöglich gemacht. Schon oben war von den enormen Zellen der hyperhydrischen Gewebe⁴⁾ die Rede, welche das „Normalmaß“ der Zellensorte, aus der sie hervorgehen, bis ums Zwanzigfache und noch mehr übertreffen können und sich doch nicht teilen. Allerdings handelt es sich bei den langen Schlauchzellen der Intumescenzen usw. um äußerst plasmaarme Gebilde. Plasmafülle und Stoffreichtum genügen aber nicht, um die für die Zellenteilung notwendigen Bedingungskombinationen zu schaffen; als

¹⁾ Über Wundholz (Flora, 1876, Bd. LIX, p. 2).

²⁾ Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896, p. 338.

³⁾ Sichere Beobachtungen von Zellteilungen dieser Art scheinen noch nicht gesammelt worden zu sein. Nèmec beobachtete Wachstum und Teilung an den Zellen verwundeter eingegipster Wurzeln, führt aber das Wachstum der Zellen auf kleine Volumenveränderungen — Schrumpfungen — des eingelegten Objektes zurück (Studien über die Regeneration, Berlin 1905, p. 278; vgl. auch B. Nèmec, Beiträge zur Physiologie und Morphologie der Pflanzenzelle, Sitzungsber. Böhm. Ges. Wiss., 1899, p. 38; S. Simon, Untersuchungen über die Regeneration der Wurzelspitze, Jahrb. f. wiss. Bot., 1904, Bd. XL, p. 103).

⁴⁾ Literatur oben p. 461, Anm. 5.

Beweis dienen uns die ebenfalls enormen, stets unseptierten Epidermiszellen der Erineumgallen¹⁾, die sehr oft durch reichlichen Eiweißgehalt sich auszeichnen und zuweilen auch Stärke enthalten, oder die langen eiweißreichen Schläuche in den Blasengallen von *Fiburnum Lantana*. Was diesen Zellen zur Teilungsmöglichkeit fehlen mag, läßt sich nicht ermitteln; uns genügt vorläufig der Nachweis, daß ergiebiges Zellenwachstum ohne Zellenteilung möglich ist. Auf andere Beispiele wird noch im nächsten Abschnitt hinzuweisen sein.

Über die Faktoren, welche bei der Teilung einer Zelle wirksam werden, geben die angeführten Beispiele uns keine Auskunft. Verwundet man Blätter, so entstehen infolge des Eingriffes Callushypertrophien, d. h. die am Wundrand liegenden Zellen vergrößern sich, — oder Callushyperplasien, d. h. es treten auch abnormale Teilungen nach dem Wachstum ein; an Blättern einer Species kann man beobachten, daß manchmal nur Reaktionen der ersten Art, in anderen Fällen Erscheinungen der zweiten Art eintreten. Bei hyperhydrischen Geweben, die gewöhnlich nur durch Zellenwachstum zustandekommen, können ausnahmsweise auch Zellteilungen eintreten; es ist anzunehmen, daß der Ernährungszustand der betreffenden Zellen darüber entscheidet, ob nur Wachstum oder Wachstum plus Teilung eintritt. Mit der Ernährung allein ist es aber nicht getan, denn auch bei gut ernährten Zellen kann, wie wir gesehen haben, die Teilung ausbleiben. Vielleicht dürfen wir besondere stoffliche Einflüsse als maßgebend und veranlassend für die Zellteilungen annehmen.

Bei den Organismen mit einkernigen Zellen ist es, wie später noch hervorzuheben sein wird, bisher nicht gelungen, Zellteilung ohne vorhergehende Kernteilung hervorzurufen. Bei den Organismen mit vielkernigen Zellen fehlen aber diese engen Beziehungen zwischen Kern- und Zellteilung: bei *Cladophora* z. B. folgt beim typischen Verlauf der Entwicklung die Zellteilung rhythmisch der Längenzunahme der einzelnen Elemente, ohne unmittelbare Beziehungen zur Kernteilung erkennen zu lassen.²⁾ Bei noch anderen Organismen fehlen in ihrem typischen Entwicklungsgang auch die Beziehungen zwischen Wachstum und Teilung, und gerade diese Organismen sind es vielleicht, bei welchen die experimentelle Forschung das Problem nach den Ursachen der Zellteilung und Querwandbildung aufnehmen könnte: *Vaucheria* bildet Querwände bei Ausbildung der Zoosporangien, sowie unterhalb der Oogonien und Antheridien, *Mucor* unterhalb der Sporangien, bei Abschnürung der Gameten, bei der Gemmenbildung, *Saprolegnia* bei Bildung der Geschlechtsorgane, Zoosporangien und Gemmen u. dgl. m. Die vegetativen Teile bleiben unseptiert — oder können wenigstens un-

¹⁾ Abbildungen z. B. in Pathol. Pflanzenanatomie p. 110 ff.

²⁾ Vgl. Strasburger, Zellbildung und Zellteilung, 3. Aufl., Jena 1880.

septiert bleiben. Reichliche Querwandbildung tritt aber auch an diesen Organismen ein, wenn sie unter geeigneten Kulturbedingungen gehalten werden: Klebs¹⁾ veranlaßte *Mucor racemosus* zur Bildung eines septierten Mycels dadurch, daß er den Pilz in Lösungen hoher Konzentration (Zucker, Glyzerin, Kali- und Natronsalpeter) oder bei Luftabschluß kultivierte. Bei *Achlya polyandra* konnte Horn²⁾ Querfächerung des Mycels durch Behandlung mit giftigen (z. B. schwach kupferhaltigen „oligodynamischen“) Lösungen hervorrufen (vgl. Fig. 7) und sogar „freie Zellenbildung“ (vgl. Fig. 7 B links): rundliche Plasmamassen umgaben sich inmitten des Mycelfadens ringsum mit einer Haut. Auch *Mucor Mucedo* und *Rhizopus nigricans* bilden bei Kultur in giftigen Lösungen mehr oder minder reichliche Querwände. Von einer weiteren Fortführung dieser und ähnlicher Versuche dürfen wir uns für die Klärung entwicklungsmechanischer Probleme noch manches versprechen.

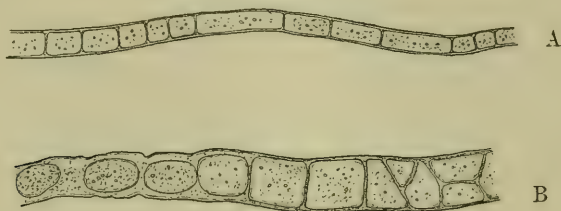


Fig. 7. Abnormale Zellwandbildungen im Mycel von *Achlya polyandra* (nach Horn).

Bei der normalen Zellwandbildung unterhalb der Geschlechtsorgane usw., bei deren Ausbildung wir doch wohl chemische Umsetzungen besonderer Art voraussetzen dürfen, ließe sich annehmen, daß bestimmte stoffliche Einflüsse, die beim normalen Wachstumsfortgang der unseptierten Hyphe nicht zur Geltung kommen, die Wandbildung veranlassen. Eine andere Vermutung hat Klebs geäußert, der die von ihm beobachtete *Mucor*-Zellenteilung mit der schon seit van Tieghem's Untersuchungen³⁾ bekannten Vernarbung verletzter *Mucor*-Schläuche in Verbindung bringt und eine einheitliche Erklärung zu geben versucht.⁴⁾ —

¹⁾ Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896, p. 512 ff.

²⁾ Experimentelle Entwicklungsänderungen bei *Achlya polyandra* de Bary (Annal. Mycologici, 1904, Vol. II, p. 207).

³⁾ Nouvelles recherches sur les Mucorinées (Ann. Sc. nat., Bot., 1875, sér. V, T. I, p. 19).

⁴⁾ Klebs, a. a. O., p. 514: „Es fragt sich, ob irgendein Zusammenhang dieser Erscheinung mit der Querwandbildung existiere, die van Tieghem bei der Wund-

Die Zellteilungen, die, wie beim typischen Entwicklungsverlauf üblich, während des Zellenwachstums oder unmittelbar nach diesem erfolgen, kombinieren sich sowohl mit assimilierenden (meristemischem) als auch mit Streckungswachstum: — mit letzterem verbunden zeigt sie uns die Entwicklung von Pilzmycel auf destilliertem Wasser u. dgl. Wachstum plus Teilung anzuregen oder zu beschleunigen gelingt im Experiment durch Eingriffe verschiedenster Art, welche den Zellen entweder Nährstoffmengen als Baumaterialien zuführen oder die in ihnen vorhandenen Reserven aktivieren helfen (Zuführung von Wasser, Erwärmung, Zusatz chemischer Reizmittel).¹⁾

heilung oder der Absonderung älterer Hyphenteile beobachtet hat. Man kann die Frage bejahen, wenn man die Hypothese aufstellt, daß eine Querwand dort entsteht, wo ein Konzentrationsunterschied im Zellsaft resp. Zellplasma zwischen zwei benachbarten Stellen in der Hyphe vorhanden ist. Wenn man einen Mucorfaden im Wasser zerschneidet, so bildet das lebende Plasma an der Wundstelle eine neue Hautschicht. Auf ihrer einen Seite befindet sich das Wasser, auf der anderen die konzentrierte Zellflüssigkeit. In diesem Konzentrationsunterschied liegt nach meiner Meinung der besondere Reiz, der die Bildung der neuen Wand veranlaßt. Die gleichen Verhältnisse haben wir innerhalb jener Pilzhyphe, wo ein plasmareicher Teil mit substanzreicher Zellsaftvakuole einen durch starkes Wachstum oder durch andere Lebensprozesse substanzarm gewordenen Teil berührt. Auch hier muß meiner Ansicht zufolge eine Querwand entstehen. Wenn eine Pilzhyphe in hoch konzentrierten Zuckerslösungen wächst, so sind fortwährende Anlässe zu kleinen Konzentrationsunterschieden innerhalb der Hyphe gegeben.“

¹⁾ Ich verweise auf die interessanten Untersuchungen, welche M. Maltaux und Massart an einer Flagellate (*Chilomonas Paramecium*) anstellten (Sur les excitants de la division cellulaire, Recueil Inst. botan. 1906, T. VI, p. 369) und die an Ciliaten von verschiedenen Forschern gewonnenen Ergebnisse (Calkins, Sand u. a.). — Auf Jickeli's Buch (s. o. p. 481, Anm. 2) will ich hier nur kurz verweisen. Jickeli findet die Ursache aller Zellteilung in der Unvollkommenheit des Stoffwechsels und bemüht sich an einem umfangreichen, aber sehr heterogenen und wenig beweiskräftigen Tatsachenmaterial zu zeigen, daß alle Zellteilungen, die nach Verwundung, nach Infektion durch Parasiten, nach Vergiftung, bei Hungerzuständen usw. erfolgen, ebenso wie auch alle Teilungen im „normalen“ Entwicklungsgang die Reaktion des Organismus gegen leicht erkennbare oder versteckt wirkende Schädlichkeiten darstellen; „es kann gegen die drohende Vernichtung des Individuums nichts Zweckmäßigeres geben als seine Vervielfältigung“. Den Einwand, daß diese Deutung bestenfalls nur teleologisch befriedigen kann, aber keine kausale Erklärung enthält oder anbahnt, hat Jickeli neuerdings in einem Vortrage (Zellteilung, Encystierung und Befruchtung als periodische Ausscheidungen, Hermannstadt 1908) als berechtigt anerkannt; Verf. erörtert die Frage, „ob nicht der Stoffzerfall und die Notwendigkeit, diesen Stoff auszuscheiden, die mit der Funktion so eng verbundene Teilung der Zellen bedingt, daß die Zellteilung somit ein Ausscheidungsprozeß sei“. Als Stoffzerstörer kämen nach Jickeli neben der Funktion noch Wärme oder Hunger in Betracht, stoffabzapfende Parasiten u. a. m.; Zellteilung tritt nach Ansicht Jickeli's ferner dann ein, wenn durch irgendwelche Bedingungen die anderen Formen der Stoffausscheidung beeinträchtigt werden. „Die angeführten Faktoren, Funktion, Wärme, Hunger, Abwegigkeiten und Störungen des Lebens der Zelle, zum Schluß das Versagen des Betriebes mit dem Alter, stehen in so engem Zusammenhang mit der Notwendigkeit einer gesteigerten Ausscheidung, daß mir der kausale

Wir werden bei unseren Betrachtungen über Gewebsbildung von den Mitteln, welche Wachstum und Teilung der Zellen hervorrufen, noch zu reden haben.

2. Beziehungen zwischen Kernteilung und Zellteilung.

Ob die Querwandbildung jemals von den Kernen und ihren Wirkungen aufs Cytoplasma unabhängig werden kann, ist zweifelhaft und zumal auf Grund der im folgenden Kapitel zusammengestellten Tatsachen nicht gerade als wahrscheinlich zu bezeichnen.¹⁾ Daß die Querwandbildung aber von der Kernteilung zeitlich und räumlich unabhängig sein kann, haben wir soeben erörtert (p. 484).

Bei denjenigen Organismen, welche aus einkernigen Zellen sich zusammensetzen, besteht eine — nach den bisherigen Erfahrungen (s. u.) — unauflösbare Abhängigkeit der Querwandbildung von der Kernteilung, die sich darin ausspricht, daß erst unter dem Einfluß des sich teilenden Kerns die neue Querwand angelegt wird, die neue Querwand zwischen den beiden Tochterhälften des Kerns entsteht, und die Richtung der Querwand von der Lage des Zellkerns bestimmt wird. Querwandbildung ohne Kernteilung ist bei einkernigen Zellen noch niemals beobachtet oder gar künstlich hervorgerufen worden, wohl aber sind Mittel bekannt, welche aus diesem Doppelphänomen bei normalem Fortgang der Kernteilung die Zellteilung ausschließen derart, daß abnormalerweise mehrkernige Zellen zustande kommen können.

Freie Kernteilung, d. h. solche, auf die keine Zellteilung folgt, ist — was die höheren Pflanzen betrifft — z. B. von der Entwicklung der Milchröhren, mancher Gefäße²⁾, der Pollenschläuche³⁾ und vor allem der Embryosäcke her bekannt. Wir können annehmen, daß bei manchen dieser vielkernig werdenden Zellen die Fähigkeit

Zusammenhang zwischen Ausscheidung und Zellteilung zweifellos zu sein scheint. Würden die Ausgangsöffnungen des Körpers und die Körperoberfläche selbst, oder, wo erstere nicht bestehen, letztere allein ihrer Aufgabe, die Stoffwechselprodukte auszuschcheiden, vollkommen genügen, dann würde eine periodische Ausscheidung in der Form der Zellteilung, welche die gehäuften Stoffwechselprodukte in den Zellwänden ablagert und außerdem die ausscheidende Oberfläche vergrößert, nicht notwendig werden. Weil diese Ausscheidungsvorgänge aber ihre Aufgabe nicht vollkommen erfüllen, muß periodisch auch jene Form der Ausscheidung stattfinden, welche wir als Zellteilung bezeichnen“ (a. a. O., 1908, p. 9, 10).

¹⁾ Horn (a. a. O.) meint allerdings, daß die von ihm beobachteten Septierungen des Achlyschlauches nichts mit irgendwelchen Zellkernwirkungen zu tun haben.

²⁾ Vgl. J. Smolák, Über vielkernige Zellen bei einigen Euphorbiaceen (Bull. internat. Acad. Sc. de Bohême 1904).

³⁾ Vgl. G. Lopriore, Über die Vielkernigkeit der Pollenkörner und Pollenschläuche von *Araucaria Bidwillii* Hook (Ber. d. D. Bot. Ges., 1905, Bd. XXIII, p. 335).

zur Querwandbildung ein für allemal verloren gegangen ist, oder daß die Zellen von ihrer Fähigkeit zur Septumbildung infolge ungünstiger innerer Bedingungen dauernd oder zeitweilig keinen Gebrauch machen können. Die Embryosäcke, in welchen auf die freie Kernteilung Zellbildung folgt, zeigen deutlich, daß bei der freien Kernteilung die Fähigkeit zur Querwandbildung nicht unbedingt dauernd verloren zu gehen braucht.

Aus der pathologischen Anatomie sind eine Reihe interessanter Belegfälle bekannt.

Nach Infektion durch Parasiten kann es vorkommen, daß die gereizten Zellen stark wachsen und ihre Kerne sich teilen, daß aber die Querwandbildung unterbleibt; die weitere Entwicklung dieser Zellen, die ich als vielkernige Riesenzellen zu bezeichnen vorgeschlagen habe¹⁾, kann nun verschieden sein: entweder die Querwandbildung tritt nachträglich noch ein, oder die Riesenzellen bleiben dauernd ungeteilt: die von einem Pilz (*Dendrophagus globosus*) an verschiedenen Holzgewächsen erzeugte Wucherung („crown gall“) enthält vielkernige Riesenzellen, die sich nachträglich noch fächern, so daß schließlich in jede Zelle ein Zellkern zu liegen kommt²⁾, während in den von Tischler³⁾ untersuchten Älchengallen der *Circaea lutetiana* die plasmareichen Riesenzellen dauernd ungeteilt bleiben⁴⁾; Kernteilung ohne Zellteilung beobachtete Klebahn⁵⁾ in Oedogonien, die von *Lagenidium* intiziert waren u. dgl. m.

Aus welchen Gründen bei *Spirogyra triformis* in Wisselingh's Kulturen⁶⁾ die Zellteilung bei fortgesetzter Kernteilung ausblieb, ist leider nicht ermittelt worden. Wisselingh sah die Zahl der Kerne einer Zelle bis auf acht steigen.

Größeres Interesse verdienen wohl diejenigen Fälle, in welchen es durch willkürlich angewandte Mittel nach Belieben einkernige oder vielkernige Zellen zu erzeugen gelingt. So gelang es Raciborski⁷⁾ durch Kultur in 10proz. Glycerin bei hoher Temperatur (30° C) an *Basidiobolus ranarum* die Zellteilung zu unterdrücken

¹⁾ Pathol. Pflanzenanatomie p. 127.

²⁾ Toumey, An inquiry into the cause and nature of crown-gall (Arizona Exper. Station, 1900, Bull. XXXIII, p. 51).

³⁾ Über Heteroderagallen an den Wurzeln von *Circaea lutetiana* L. (Ber. d. D. Bot. Ges., 1901, Bd. XIX, p. (95)).

⁴⁾ Weitere Literatur habe ich a. a. O. p. 129, 130 aufgezählt. Vgl. auch Nèmcéc, Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen, IV. Mitteilung (Sitzungsber. böhm. Ges. Wiss., Prag 1904, No. XIII).

⁵⁾ Studien über Zygoten II, Die Befruchtung von *Oedogonium Boscii* (Jahrb. f. wiss. Bot., 1892, Bd. XXIV, p. 263).

⁶⁾ Über mehrkernige *Spirogyrazellen* (Flora 1900, Bd. LXXXVII, p. 378).

⁷⁾ Über den Einfluß äußerer Bedingungen auf die Wachstumsweise des *Basidiobolus ranarum* (Flora 1896, Bd. LXXXII, p. 113).

und Riesenzellen mit 2 bis 20 Zellkernen entstehen zu lassen. Vergleichbare Resultate — Demoor's¹⁾ Angaben sind nicht zutreffend — erzielte besonders Němec durch Anwendung giftiger Lösungen, z. B. Chloralhydrat²⁾: nach einstündiger Behandlung mit 0,75 proz. Chloralhydratlösung tritt in den Wurzelspitzen verschiedener Pflanzen wohl noch eine Teilung der Zellkerne ein, die Querwandbildung aber unterbleibt. Werden die Wurzeln nach der Chloralisierung ausgewaschen, so kann nachträglich die mehrkernige Zelle sich noch fächern. Nach der Giftbehandlung bleiben somit die für die Kernteilung erforderlichen Bedingungskombinationen noch erhalten, während die für die Querwandbildung notwendigen nicht verwirklicht werden. Daß die chemische Spezifität des genannten Giftes (Chloralhydrat) nicht in unmittelbarer Beziehung zu den Bedingungen der Querwandbildung steht, geht daraus hervor, daß nach den Untersuchungen von Němec³⁾ und Blazek⁴⁾ auch Gifte ganz anderer Art — Kupfersulfat, Benzol — dieselbe Wirkung haben. Wir kommen nachher noch mit einigen Worten auf die Befunde dieser Autoren zurück.

Die Versuche Kny's⁵⁾, durch welche gezeigt wurde, daß unter dem Einfluß mechanischen Drucks die Kernteilung keine Zellteilung zur Folge haben kann (keimende Sporen von *Equisetum*), werden durch den Vergleich mit ähnlichen an zoologischen Objekten gewonnenen Resultaten interessant: bei gepreßten Echinideneiern treten — vgl. z. B. Driesch⁶⁾ — wohl Kernteilungen, aber keine Zellen-

¹⁾ L'étude de la physiol. de la cellule (Arch. de Biol., Vol. XIII, 1894, p. 163). Demoor glaubte auf Grund seiner Versuche eine vom Leben des Cytoplasmas und von der Gegenwart des Sauerstoffs unabhängige Kernteilung, — der naturgemäß keine Zellteilung folgen konnte — als festgestellt betrachten zu können. Man vgl. hierzu P. Samassa, Über die Einwirkung von Gasen auf die Protoplasmaströmung und Zellteilung von Tradescantia, sowie auf die Embryonalentwicklung von Rana und Ascaris (Verhandl. Naturhist.-Mediz. Vereins Heidelberg, 1898, N. F., Bd. VI), Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. II, 1904, p. 46 und besonders Fr. M. Andrews, The effect of gases on nuclear division (Ann. of Bot., 1905, Vol. XIX, p. 521).

²⁾ B. Němec, Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung (Jahrb. f. wiss. Bot., 1904, Bd. XXXIX, p. 645).

³⁾ Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen (Sitzungsber. Böhm. Ges. Wiss. 1902).

⁴⁾ Über den Einfluß der Benzoldämpfe auf die pflanzliche Zellteilung (Abhandl. böhm. Akad. Wiss. 1902, Bd. II, No. 17; vgl. Botan. Centralbl. 1902, Bd. XC, p. 548).

⁵⁾ Über den Einfluß von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich teilenden Pflanzenzellen (Ber. d. D. Bot. Ges., 1896, Bd. XIV, p. 378).

⁶⁾ Entwicklungsmechanische Studien IV, Wirkungen von Wärmezufuhr und Druck (Zeitschr. f. wiss. Zool., 1893, Bd. LV).

teilungen ein; letztere können unter Umständen nach Aufhebung des Druckes nachgeholt werden.

Auch die Versuche Prillieux's, welcher vielkernige Riesenzellen durch Kultur seiner Versuchspflanzen in heißem Boden erzielte¹⁾, finden in der zoologischen Literatur Analoga.²⁾

Die Verkettung zwischen Kernteilung und Zellteilung, die bei den einkernigen Zellen unlösliche Abhängigkeit der letzteren von den ersteren, die uns dazu nötigt, der Kernteilung einen zum mindesten „vorbereitenden“ Einfluß auf den Vorgang der Zellteilung zuzusprechen³⁾, führt zu der Frage nach den Faktoren, welche die Kernteilung veranlassen.

Es erscheint nicht unwahrscheinlich, daß z. B. bei Mucoraceen u. a. nach dem Siphonoeentypus gebauten Organismen es gelingen wird, durch äußere Faktoren die Kernteilung zu fördern bzw. zurückzuhalten, ohne die Wachstumstätigkeit der Organismen zu alterieren; Versuche dieser Art sind allerdings, soweit ich weiß, bisher nicht in Angriff genommen worden.

Vielleicht ist hier der Ort, auf die gründlichen Untersuchungen Gerassimoff's etwas näher einzugehen, die auf die Beziehungen zwischen Zellengröße und Kernteilung Licht werfen.⁴⁾ Gerassimoff kommt zu dem Resultat, daß die Anwesenheit einer größeren Kernmasse in einer Zelle das Eintreten der Kernteilung verschiebt, so daß besonders große Zellen zustande kommen und erweist diese Korrelation an Zellen, bei deren Teilung er die Tochterkernmassen, die den beiden Tochterzellen hätten zukommen sollen, durch experimentelle Eingriffe (Abkühlung oder Behandlung mit anästhetischen Mitteln)

¹⁾ Prillieux, *Altérations produites dans les plantes par la culture dans un sol surchauffé* (Ann. Sc. Nat., Bot., sér. VI, T. X, 1880, p. 347).

²⁾ Vgl. Driesch, a. a. O.

³⁾ Daß bei einkernigen Zellen Querwandbildung unabhängig von einer — wenn auch unvollkommenen — Kernteilung erfolgen kann, halte ich zwar für möglich, aber für bisher unerwiesen. — „Zellteilung ohne Kernteilung“ erwähnt Strasburger (Zellbildung und Zellteilung, 3. Aufl., Jena 1880, p. 184) für *Spirogyra*: „Zu einer vollständigen Abgrenzung der beiden Zellen war es übrigens in diesen wenigen Fällen nicht gekommen. Ich fand den Zellkern dann in einer Ringleiste eingeklemmt. Einmal war er frei, umfrem des Diaphragma in der einen Zelle suspendiert“. Gerassimoff (Über den Einfluß des Zellkerns auf das Wachstum der Zelle, Bull. soc. imp. Naturalistes, Moscou 1901, No. 1 u. 2, p. 190) bemerkt hierzu: „Nach meinen Beobachtungen findet die Anlage der Querscheidewand nur dann statt, wenn der Teilungsprozeß des Kerns angefangen hat; doch nachher kann der Teilungsprozeß des Kerns stehen bleiben, die Querscheidewand aber wird sich mehr oder weniger beträchtlich entwickeln.“

⁴⁾ J. J. Gerassimoff, Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle (Bull. Soc. imp. Naturalistes de Moscou, 1901, No. 1 u. 2); Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse (Zeitschr. f. allg. Phys. 1902, Bd. I, p. 220).

in einer der beiden Zelltochterhälften vereinigt¹⁾: diejenigen Zellen, welche mit abnorm reichlicher Kernmasse ausgestattet sind, wachsen nach Zusammenfließen der Tochterkernhälften zu abnormer Größe heran (vgl. Fig. 8)²⁾ und liefern nach wiederholten Teilungen großzellige, großkernige Fäden. Gerassimoff nimmt an, daß jede kubische Einheit des Kerns annähernd 31,2–31,8 quadratische Ein-

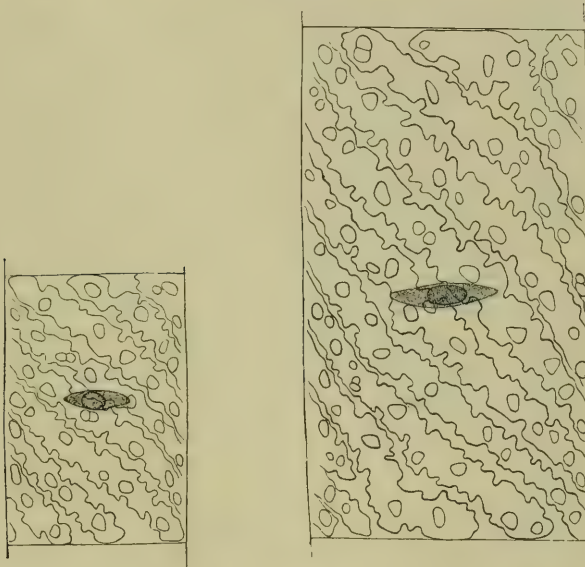


Fig. 8. I. *Spirogyra*-Zelle von gewöhnlichen Kerndimensionen. II. *Spirogyra*-Zelle mit abnorm großem Zellkern (nach Gerassimoff).

heiten der Oberfläche des Protoplasmas und der Chlorophyllbänder ausreichend versorgen kann. „Nach Maß des Lebens der Zellen wächst die Masse des Protoplasmas und der Chlorophyllbänder stärker als die Kernmasse, und deswegen muß ein Moment eintreten, wo die Wirkung der Kerne sich schon als für die vergrößerte Masse des Zellkörpers ungenügend erweisen wird. Gerade dieser Zustand der Zelle wird

¹⁾ Vgl. auch das später über kernlose Zellen Gesagte.

²⁾ Vgl. Gerassimoff, 1902, a. a. O. p. 255, 256. — Eine befriedigende Erklärung für das Dickenwachstum der an Kernsubstanz besonders reich gewordenen Zellen hat Gerassimoff nach meiner Ansicht nicht gegeben. Wenn ich richtig verstehe, führt er das Dickenwachstum der Zellen, das diese — ähnlich wie bei Nathansohn's Ätherisierungsversuchen (s. oben p. 477) — tonnenförmig anschwellen läßt, auf eine lokale Wirkung der großen, im Centrum liegenden Kernmasse zurück. Solche lokale Wirkungen des Zellkerns, die dieser dank seiner Lage auf das Membranwachstum ausübt, halte ich aber für wenig wahrscheinlich (s. oben p. 466). Wisselingh, von dessen vielkernigen Spirogyrazellen bereits die Rede war (p. 488), beobachtete solches Dickenwachstum nicht.

wahrscheinlich zur Teilung des Kerns und der Zelle führen, wenn nur seitens der äußeren Bedingungen keine Hindernisse vorliegen. Infolge der Vergrößerung der Kernmasse bei der Teilung stellt sich das gestörte Gleichgewicht zwischen dem Kern und den übrigen Bestandteilen der Zellen wieder her.“¹⁾ Analoge Resultate gewann Gerassimoff auch an *Zygnema*.²⁾

Dadurch, daß die Kernteilung durch die von Gerassimoff angewandten Bedingungen empfindlich gestört wird, resultieren Zellen, welche entweder den erhöhten Kernmassengehalt in Form von zwei normalgestalteten Kernen oder in Form eines unvollkommen geteilten Kerns enthalten, — oder die eingeleitete Teilung wird rückgängig gemacht, und die eine der beiden Tochterzellen erhält das ganze verfügbare Kernmaterial in Form eines aufs Doppelte des normalen Volumens vergrößerten Kerns.³⁾ Auf demselben Wege und durch wiederholte Anwendung der genannten Mittel war es dem genannten Forscher noch möglich, die bereits „primär“ vergrößerten Kerne durch Wiederholung des abnormalen Teilungsprozesses „sekundär“ zu vergrößern und vierfach gegen die Norm vergrößerte Kerne zu gewinnen⁴⁾; diese dehnen sich schon in der ersten Generation oder in einer der folgenden stets in irgendeiner Richtung aus und zerfallen nachher zuerst gewöhnlich in zwei, später aber in eine größere Zahl von Fragmenten.⁵⁾ Daß bei dieser Form der abnormalen Kernteilungs ähnliche Oberflächenspannungsverhältnisse wirksam werden, wie wenn Flüssigkeitsfäden sich segmentieren, scheint mir bei der Flüssigkeitsnatur der Zellkerne nicht zweifelhaft. Ich möchte dabei der Vermutung Ausdruck geben, daß auch bei der Entstehung abnormal kleiner Kerne nach Eingriffen verschiedener Art (vgl. die Arbeiten von Gerassimoff⁶⁾, Němec⁷⁾, Blazek⁸⁾ u. a.) die Teilung durch veränderte Oberflächenspannungsverhältnisse angeregt wird.

¹⁾ Einige Literaturnachweise über die „Kernplasmarelation“ habe ich oben p. 459 Anm. 3 gegeben. [Erst nachträglich wird mir die Arbeit von R. h. Erdmann, Experimentelle Untersuchungen der Massenverhältnisse von Plasma, Kern und Chromosomen in dem sich entwickelnden Seeigeele (Arch. f. Zellforschung, 1908, Bd. II, p. 76) zugänglich.]

²⁾ Gerassimoff, Über die kernlosen und die einen Überschuß an Kernmasse enthaltenden Zellen bei *Zygnema* (Hedwigia, Bd. XLIV, 1905, p. 50).

³⁾ Vgl. die von Wisselingh geäußerten Bedenken: Über abnormale Kernteilung, Fünfter Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese (Botan. Zeitg. 1903, Bd. LXI, Abt. 1, p. 201), sowie Gerassimoff 1904 (nächste Anm.!).

⁴⁾ Gerassimoff, Über die Größe des Zellkerns (Beihefte z. Botan. Centralbl., Orig.-Arb., 1904, Bd. XVIII, Abt. 1, p. 46).

⁵⁾ Gerassimoff, 1904, a. a. O. p. 65.

⁶⁾ Vgl. vorletzte Fußnote.

⁷⁾ Vgl. oben p. 489, Anm. 2.

⁸⁾ Vgl. oben p. 489, Anm. 4.

Das Schicksal der durch irgendwelche Umstände mehrkernig gewordenen Zellen braucht keineswegs damit zu enden, daß sie durch nachträgliche Scheidewandbildung in einkernige Elemente zerlegt werden: in anderen Fällen und unter Umständen, die noch zu ermitteln sind, bleiben die Zellen mehrkernig und liefern sogar nach Teilung mehrkernige Nachkommen, — oder ihre Kerne fusionieren miteinander, und die Zellen werden auf diesem Wege einkernig.¹⁾ Solche Kernfusion vegetativer Art tritt sowohl in denjenigen Zellen ein, welche ohne experimentelle Eingriffe „von selbst“ vielkernig geworden waren (in den Embryosäcken verschiedener Pflanzen²⁾, in den von Smolák a. a. O. geschilderten Gefäßzellen), als auch in denjenigen, in welchen künstlich die Zellwandbildung unterdrückt worden war (vgl. z. B. Němec's Arbeiten³⁾), ferner in den vielkernigen Riesenzellen der Älchengallen⁴⁾ sowie in denjenigen Zellen, die durch Hereinschlüpfen des Nachbarzellenkerns⁵⁾ mehrkernig geworden sind. Auffallend ist, daß die Fusion der Zellkerne manchmal unterbleibt, obwohl sie sich dicht aneinander anlegen⁶⁾; bei der Tropfennatur der Kerne dürfen wir diese Erscheinung wohl ohne weiteres mit dem an Amöben beobachteten Verhalten — Berührung ohne Verschmelzung — vergleichen.⁷⁾

¹⁾ Vgl. hierzu auch Strasburger, Über die Individualität der Chromosomen und die Pflrophybridenfrage (Jahrb. f. wiss. Bot., 1907, Bd. XLIV, p. 482).

²⁾ Vgl. Strasburger, Zellbildung und Zellteilung. 3. Aufl., Jena 1880, p. 26.

³⁾ S. oben p. 489, Anm. 2. — Wasielewski (Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Amitose I und II, Jahrb. f. wiss. Bot., 1903, Bd. XXXVIII, p. 581), Sabline (L'influence des agents externes sur la division des noyaux dans les racines de *Vicia faba*, Rev. gén. de Bot., 1903, T. XV, p. 481) und Schrammen (Über die Einwirkung von Temperaturen auf die Zellen des Vegetationspunktes des Sprosses von *Vicia faba*, Verhandl. Naturhist. Vereins preuß. Rheinlande 1902, Jahrg. LIX, p. 49, Dissertation Bonn 1902) beobachteten in Wurzelspitzen und Sproßscheiteln nach Behandlung mit Äther und anderen Giften abnorm große Zellen, die nach Strasburger (Die Ontogenie der Zelle seit 1875, Progressus rei botan., 1907, Bd. I, p. 121) durch Fusion mehrerer Kerne zustande gekommen sein dürften.

⁴⁾ Vgl. Němec, Über ungeschlechtliche Kernverschmelzungen, IV. Mitteilung (Sitzungsber. böhm. Ges. Wiss., 1904).

⁵⁾ Vgl. Mische, Über Wanderungen des pflanzlichen Zellkerns (Flora 1901, Bd. LXXXVIII, p. 105); Fusion beobachtete Němec, 1904, a. a. O.

⁶⁾ Vgl. C. v. Wisselingh, Über abnormale Kernteilung. Fünfter Beitrag zur Karyokinese (Botan. Zeitg. 1903, Bd. LXI, Abt. 1, p. 201), Antwort auf die kritischen Bemerkungen von A. Nathansohn (ibid. 1904, Bd. LXII, Abt. 2, p. 20).

⁷⁾ Vgl. z. B. Cienkowski, Zur Entwicklungsgeschichte der Myxomyceten (Jahrb. f. wiss. Bot., 1863, Bd. III, p. 326) und Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., 1904, Bd. II, p. 717, 718, auch Bruck, Beiträge zur Physiol. der Mycetozoen (Zeitschr. f. allg. Phys., 1908, Bd. VII, p. 505).

Über den Ort der Querwandbildung entscheidet bei der Teilung einkerniger Zellen der Kern insofern, als die neue Wand zwischen den Tochterkernen angelegt wird. Somit wird auch das Größenverhältnis der Tochterzellen zueinander von der Lage des Zellkerns bestimmt. Wie sehr der typische Aufbau eines Organismus hiervon abhängt, bedarf keiner besonderen Erläuterung.

Experimentell läßt sich nun zeigen, daß die Kernteilung und Zellteilung in einkernigen Zellen auch dann vor sich gehen, wenn die Kerne gewaltsam von dem Platze, an dem typischerweise die Kernteilung vor sich gehen müßte, vertrieben werden, und ferner, daß zwar die erste Anlage der Zellwand, nicht aber ihre Fertigstellung unbedingt von der beiderseitigen Einwirkung der Kernsubstanzen auf das in der Entwicklung begriffene Septum abhängig ist.

Eine Verlagerung des Kerns in der Zelle und zugleich des Schauplatzes der Kernteilung und Querwandbildung gelang Miehle¹⁾ auf dem Wege der Centrifugenbehandlung. Wie seit Strasburger bekannt, teilen sich die Epidermiszellen vieler Monokotyledonen bei Bildung der Spaltöffnungsmutterzellen derart, daß letztere am apikalen Ende der Epidermiszelle abgetrennt wird. Schleudert man den Zellkern gewaltsam ans basale Ende der Epidermiszelle, so erfolgt an diesem die Kernteilung und Abtrennung der Spaltöffnungsmutterzellen. — Über die Abtrennung abnormal kleiner Tochterzellen unter dem Einfluß abnormaler Bedingungen berichten Nathansohn²⁾ (*Spirogyra* nach Ätherbehandlung), Prowazek³⁾ (Trypanosomen nach Zusatz sehr geringer Säuremengen) u. a.

Den zweiten Punkt klären die soeben citierten Arbeiten von Gerassimoff⁴⁾, welcher durch die obengenannten Mittel bei der Zellteilung in *Spirogyra*-, *Sirogonium*- und *Zygnema*-Fäden die Kernmasse auf die Tochterzellen sich so verteilen ließ, daß die eine Tochterhälfte die ganze Kernmasse (in irgendeiner Form) erhielt, die andere gar nichts davon. Die Querwand, die auch hier sich unter dem Einfluß der ersten Teilungsphasen des Kerns zu bilden beginnt, wird in sehr vielen Fällen fertiggestellt, obschon — im Gegensatz

¹⁾ Über Wanderungen des pflanzlichen Zellkerns (Flora, 1901, Bd. LXXXVIII, p. 105).

²⁾ Vgl. oben p. 477, Anm. 3.

³⁾ Einfluß von Säurelösungen niedrigster Konzentration auf die Zell- und Kernteilung (Archiv f. Entwicklungsmechanik, 1908, Bd. XXV, p. 643).

⁴⁾ Außer den oben (p. 492, Anm. 2, 4) genannten Arbeiten wären noch anzuführen Gerassimoff, Über die kernlosen Zellen bei einigen Konjugaten (Bull. Soc. imp. Naturalistes Moscou, 1892, p. 109), Über ein Verfahren, kernlose Zellen zu erhalten (ibid. 1896, No. 3, p. 477), Über die Kopulation der zweikernigen Zellen bei *Spirogyra*; zur Frage über die Vererbung erworbener Eigenschaften (ibid. 1897, No. 3), Über den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle (ibid. 1901, No. 1 und 2, p. 190), Zur Physiologie der Zelle (ibid. 1904, No. 1).

zum normalen Verlauf des Teilungsprozesses — nur auf einer Seite von ihr Kernsubstanz liegt; in vielen anderen Fällen bleibt allerdings die Wandbildung unfertig und anstatt einer kernlosen Zelle entsteht nur eine „kernlose Kammer“.

Kernlose Zellen, deren physiologisches Verhalten Gerassimoff namentlich in seiner soeben an letzter Stelle genannten Arbeit geschildert hat, können, wie bei der Gelegenheit bemerkt sein mag, auf verschiedene Weise willkürlich erzeugt werden. Am einfachsten ist die namentlich von Klebs¹⁾ verwertete Methode, durch Plasmolyse geeigneter einkerniger Zellen ein kernfreies Plasmastück von dem kernhaltigen Teil abzutrennen. — Mit ganz anderen Mitteln arbeitet eine zweite Methode: Němec²⁾ fand in Wurzelspitzen kernlose Zellen nach Behandlung mit Chloralhydrat und nach Auswaschen des Giftes (vgl. Fig. 9) und bemerkt dazu folgendes: „Merkwürdig waren Zellen,



Fig. 9. Kernhaltige und kernlose Zellen aus Wurzelspitzen von *Vicia faba* (nach Němec).

welche durch eine ganz unregelmäßig verlaufende Scheidewand in eine größere und eine viel kleinere Tochterzelle geteilt waren. Die kleinere Zelle war kernlos, die größere besaß entweder zwei Kerne oder einen eingeschnürten Kern. Die kleinere Zelle war oft uhrglasförmig oder meniskenartig und enthielt dem Aussehen nach normales Cytoplasma. Es könnte scheinen, daß in einer vegetativen Zelle derartige Scheidewände unter Vermittlung eines Phragmoplastes überhaupt nicht entstehen konnten, besonders wenn eine Tochterzelle kernlos ist. Aber ich habe in einem parallelen mit *Allium* angestellten Versuche ganz sicher Phragmoplaste beobachtet, welche bloß an einer Seite mit dem Kern zusammenhängen oder ganz frei waren; die in ihnen angelegte Zellplatte war gekrümmt. Es ist daher nicht nötig, anzunehmen, daß hier eine Scheidewand unabhängig von einer Mitose gebildet wird“ (a. a. O. p. 666). — Nach Horn dürfte es möglich

¹⁾ Literatur wird im nächsten Kapitel zu nennen sein.

²⁾ Vgl. oben p. 489, Anm. 2.

sein, kernlose Zellen in Saprolegniaceenschläuchen durch Behandlung der Pilze mit giftigen Lösungen zu erhalten.¹⁾ — Klemm erhielt kernlose Zellen, indem er die Kerne mittels Elektrizität tötete.²⁾

Die Lage des Kerns während seiner Teilung bestimmt bei den einkernigen Zellen auch die Richtung der neuen Querwand. Der Gesetzmäßigkeit, welche die Lage der Querwände allenthalben beherrscht, gab Hofmeister³⁾ mit folgenden Sätzen Ausdruck: „Die Stellung der neu entstehenden Scheidewand ist durch das vorausgegangene Wachstum der Zelle genau bestimmt: die teilende Wand steht ausnahmslos senkrecht zur Richtung des stärksten vorausgegangenen Wachstums der Zelle. Wohlgemerkt, nicht senkrecht zum größten Durchmesser der Zelle, der mit der Richtung des stärksten Wachstums nicht zusammenzufallen braucht und in sehr vielen Fällen in der Tat auch nicht mit ihr zusammenfällt.“ Sachs lehnte Hofmeister's Erklärung ab und suchte mit dem „Prinzip der rechtwinkligen Schneidung“ der Frage beizukommen. Die neuen Wände setzen stets — von wenigen Ausnahmen (Rhizoiden der Laubmoose, der Characeen u. dgl.) abgesehen — unter rechtem Winkel an die Membran der Mutterzelle an.⁴⁾ Sachs ahnte auch bereits, daß seine Beobachtung auch eine entwicklungsmechanische Erklärung anbahnen könnte: „Diese rechtwinklige Schneidung der Teilungsebenen unter sich und mit dem jeweiligen Umfang der sich teilenden Zellen kann nicht als etwas Zufälliges betrachtet werden; vielmehr darf man annehmen, daß sie in dem Wesen der Zellteilung, in der Mechanik der Zellbildung tief begründet ist.“

Eine kausale Erklärung versuchen Errera und Berthold. Beide gehen von der Ähnlichkeit der Zellennetze mit der Anordnung der Flüssigkeitslamellen in Schäumen aus. Errera⁵⁾ nimmt an, daß die sich bildende junge Zellwand flüssig oder halbflüssig sei und sich daher ebenso einstellt wie eine Flüssigkeitslamelle unter denselben Bedingungen sich einstellen würde. Ungefähr gleichzeitig mit Errera

¹⁾ Vgl. oben p. 485, Anm. 2.

²⁾ Desorganisationserscheinungen der Zelle (Jahrb. f. wiss. Bot., 1895, Bd. XXVIII, p. 627).

³⁾ Zusätze und Berichtigungen zu den 1851 veröffentlichten Untersuchungen der Entwicklung höherer Kryptogamen (Jahrb. f. wiss. Bot., 1863, Bd. III, p. 259), ferner seine Lehre von der Pflanzenzelle (Handbuch der physiol. Bot., Leipzig 1867, Bd. I).

⁴⁾ Gesammelte Abhandlungen, Leipzig 1893, XXXIX und XL.

⁵⁾ L. Errera, Eine fundamentale Gleichgewichtsbedingung organischer Zellen (Ber. d. D. Bot. Ges., 1886, Bd. IV, p. 411); Über Zellformen und Seifenblasen (Botan. Centralbl., 1888, v. 395).

veröffentlichte Berthold¹⁾ seine Betrachtungen über Lage und Krümmung der Teilwand, die sich aus den Forderungen des Prinzips der kleinsten Fläche ergeben: „es läßt sich in vielen Fällen nachweisen, daß zwischen der wirklich eingenommenen Lage und der vom Prinzip verlangten ein enger Zusammenhang besteht.“ „Nun ist die Zellwand aber — fährt Berthold fort²⁾ — keine flüssige Lamelle, welche infolge der an ihrer Oberfläche herrschenden Spannung sich wie jene möglichst zu verkleinern bestrebt wäre, und darum von selbst die dementsprechende Lage im Zellraum aufsuchte. Sie entsteht in der Regel von vornherein in ihrer definitiven Lage, sukzessive ausgeschieden und meist erst nachträglich mit der alten Membran in Zusammenhang tretend. Insofern liegen also die Verhältnisse hier wesentlich anders als bei der Zerteilung hohler Körperformen durch flüssige Lamellen.“ Das Entscheidende für das Verhalten sich teilender Zellen findet Berthold in den Symmetrieverhältnissen, die sich während der Teilung herstellen. „Die neue Symmetrieebene scheidet aber das ursprünglich einheitliche System des plasmatischen Emulsionstropfens der Zelle in zwei neue Systeme, welche sich in den ursprünglichen Raum zu teilen haben. Wenn wir nun auch das Ineinandergreifen der Faktoren, die bei der Ausbildung dieser Symmetrieverhältnisse maßgebend, im einzelnen gar nicht zu übersehen imstande sind, so kann es doch in keiner Weise befremden, daß, da unter diesen Faktoren auch die aus der äußeren Zellform sich ergebenden, ... eine wesentliche Rolle spielen, die neue Symmetrieebene und damit auch die gesamte Oberfläche der beiden neuen Zellen, nach Lage und Form zu einer Fläche *minimae areae* werden.“ „Aber notwendig ist das in der Zelle nicht, wie bei den Flüssigkeitslamellen“ — es fehlt nicht an Beispielen, welche die Unabhängigkeit der neuentstehenden Quermembran von den Formen der sich teilenden Zelle zeigen, und bei welchen die neue Membran in ihrer Lage keiner *minima area* entspricht.

Die Ausnahmefälle, welche Berthold nicht erklären konnte, wie z. B. die Kambiumzellen, die sich nicht durch Wände *minimae areae* querteilen, sondern Längsteilungen erfahren, hat de Wildeman durch den Hinweis darauf erklärt, daß Flüssigkeitslamellen nach Plateau sich in Gleichgewichtslage befinden, wenn ihre Fläche einem „relativen Minimum“ gleichkommt; auch die Flächen der Kambiumlängswände entsprechen bei ihrem rechtwinkligen Ansatz an die Mutterzellwand einem solchen relativen Minimum.³⁾

Berthold's Deutung trägt den tatsächlich beobachteten Qualitäten einer neuangelegten Querwand entschieden besser Rechnung als

¹⁾ Studien über Protoplasma-mechanik, Leipzig 1886.

²⁾ A. a. O. p. 229, 230.

³⁾ de Wildeman, Etudes sur l'attache des cloisons cellulaires. Bruxelles 1893.

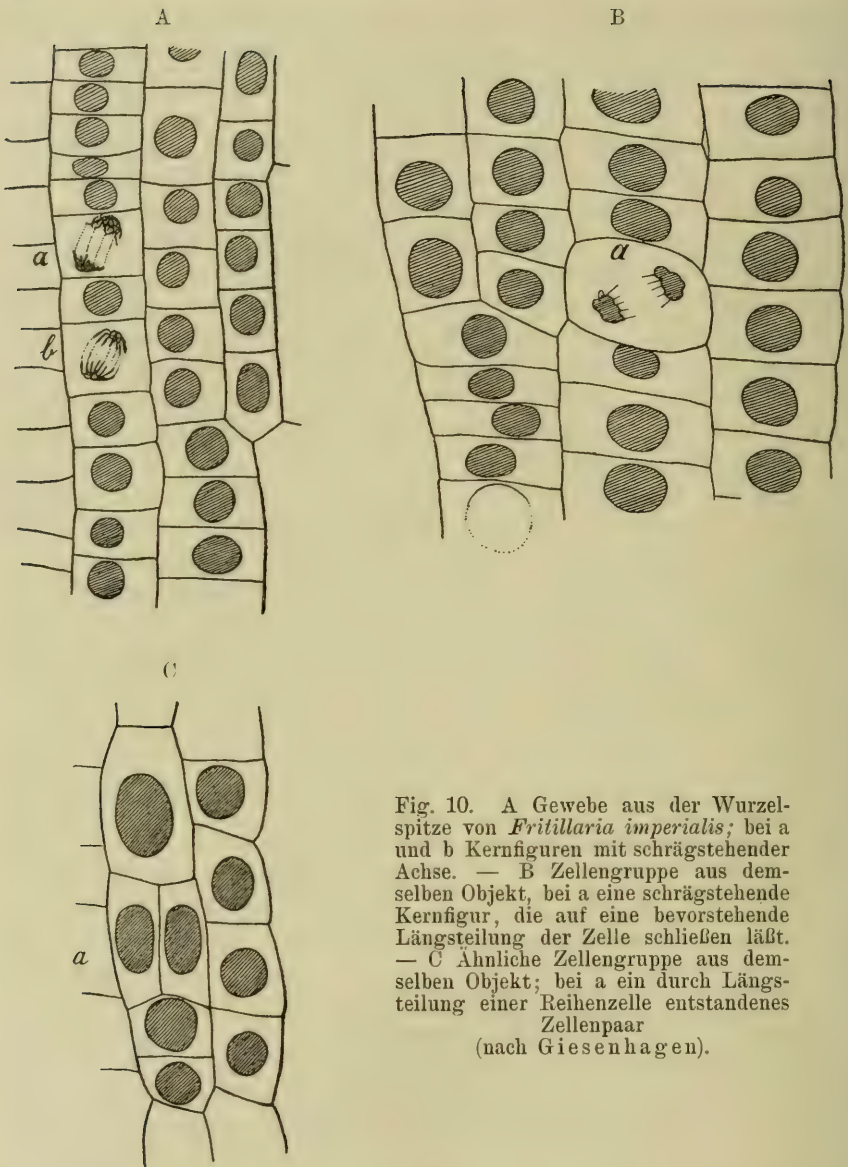


Fig. 10. A Gewebe aus der Wurzelspitze von *Fritillaria imperialis*; bei a und b Kernfiguren mit schrägstehender Achse. — B Zellengruppe aus demselben Objekt, bei a eine schrägstehende Kernfigur, die auf eine bevorstehende Längsteilung der Zelle schließen läßt. — C Ähnliche Zellengruppe aus demselben Objekt; bei a ein durch Längsteilung einer Reihenzelle entstandenes Zellenpaar
(nach Giesenhagen).

Errera's Auffassung von der Flüssigkeitsnatur der jungen Membranen. Über die Kritik, mit der sich Zimmermann¹⁾ geäußert hat, und über die Versuche, welche de Wildeman (a. a. O.) zur Rechtfertigung

¹⁾ Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. Tübingen 1891, 2. Heft, p. 159.

der Errera'schen Theorie angestellt hat, vergleiche man Giesenhagen's Werk über die Zellteilung.¹⁾

Wir folgen den Ausführungen des letztgenannten Autors, der sich die Frage vorlegt, welche Faktoren die Lage der neuen Querwand bestimmen, wenn für diese in Anbetracht der vorliegenden Mutterzellenform mehrere Gleichgewichtslagen denkbar sind. Bei dieser Auswahl wirkt nach Giesenhagen der Zellkern bestimmend mit. Für diesen nimmt Giesenhagen eine Polarität in Anspruch, in dem Sinne, daß jeder Zellkern nur in einer bestimmten Richtung sich teilen kann; mit dieser Polarität gehen bei jedem Teilungsprozeß die Tochterkerne aus dem Mutterkern hervor. Entspricht nun bei der Teilung des Kerns die Äquatorialebene der Spindel einer relativen Gleichgewichtslage nach den Plateau'schen Regeln, so fällt die Ebene der neuen Querwand ohne weiteres mit der Äquatorebene zusammen. Nimmt aber die Äquatorialplatte keine solche Gleichgewichtslage ein, so kann vor Fertigstellung der Querwand eine Verschiebung der beiden Zellinhaltshälften erfolgen, durch welche die Äquatorialebene in die nächstliegende relative Gleichgewichtslage gebracht wird — vorausgesetzt, daß die Kohäsion des Plasmas und seine Adhäsion an die Zellwand eine solche Verschiebung nicht verhindert oder verzögert; in diesem Fall führt die „schief“ liegende Äquatorialebene zur Bildung einer schiefen Querwand (Protonema der Moose u. dgl. m.). Fig. 10 veranschaulicht das Auftreten schief orientierter Teilungsspindeln im Wurzelspitzengewebe von *Fritillaria imperialis* und deren Bedeutung für das Zellennetz; geht die Verlagerung der Kernachsen über die Diagonale hinaus, so ist die der Äquatorialebene nächstliegende Gleichgewichtslage in der Ebene senkrecht zu den anderen Querwänden der vorliegenden Zellenreihe gegeben (vgl. Fig. 10, B und C).

Auf diese von Giesenhagen vorgeschlagene Lösung des Problems hin ergeben sich eine Reihe weiterer Fragen, die zum Teil auch von dem genannten Autor schon diskutiert worden sind: welche Faktoren geben dem Kern seine physiologische Achse, bestimmen seine Polarität? gibt es apolare Kerne, und gelingt es durch äußere Eingriffe sie willkürlich zu polarisieren? lassen sich polarisierte Kerne künstlich zu Teilungen bringen, die der Lage ihrer Achse nicht entsprechen, oder gelingt es, den Kern zu Drehungen zu veranlassen und seiner Achse eine bestimmte Orientierung aufzunützen?

Bekanntlich gibt es eine Reihe von Fällen, in welchen die Lage der Kernspindel und der neuen Querwand deutlich als abhängig von äußeren Faktoren erkannt werden kann.

¹⁾ Studien über die Zellteilung im Pflanzenreiche. Ein Beitrag zur Entwicklungsmechanik vegetabilischer Gewebe. Stuttgart (Fr. Grub) 1905.

Zuerst zeigte Stahl¹⁾, daß *Equisetum*-Sporen bei Belichtung die sich bildende Kernspindel in der Richtung des einfallenden Lichtes orientiert zeigen, so daß die erste Querwand, die sich bildet, senkrecht zu diesem steht.

Mit Giesenhagen²⁾ werden wir die Annahme für zulässig halten, daß unter dem Einfluß des Lichtes ihr polarisierter Kern eine Drehung um denjenigen Winkelbetrag ausgeführt hat, welcher nötig war, um seine Achse in die Richtung des einfallenden Lichtes zu stellen; Kerndrehungen sind in der Tat von Auerbach³⁾ am Ei von *Ascaris* direkt beobachtet und von Roux⁴⁾ für das Froschei auf Grund sicherer Argumente erschlossen worden: Auerbach beschrieb Drehungen des Zellkerns, die unter typischen Verhältnissen beobachtet wurden, während Roux durch bestimmte experimentelle Eingriffe eine Einstellung des Kerns hervorrufen konnte.

Der Einfluß mechanischer Faktoren auf die Einstellung der Kernspindel und die Richtung der Querwand ist namentlich durch Kny⁵⁾ und Němec⁶⁾ erwiesen worden. Beide operierten hauptsächlich mit dem Periderm der Kartoffelknollen, das diese nach Verwundung bilden. Wenn die Wundkorkinitialzellen einem Zuge parallel zur Wundfläche — durch Biegung der Versuchsobjekte — ausgesetzt werden, so treten reichlich antikline Zellenwände auf; hier wie in anderen Fällen (z. B. gepreßten *Fucus*-Eiern, gepreßten Farnsporen, auch in vielen Geweben höherer Pflanzen) stellen sich die Kernspindeln parallel zur Richtung des Zuges, senkrecht zur Richtung des Druckes ein, so daß die Teilwände also senkrecht zur Richtung des Zuges und in die Richtung des Druckes zu stehen kommen.

Nach Hottes⁷⁾ haben Druck und Zug keinen Einfluß auf die Richtung der Kernspindel und Querwand.

¹⁾ Einfluß der Beleuchtungsrichtung auf die Teilung der *Equisetum*-Sporen (Ber. d. D. Bot. Ges., 1885, Bd. III, p. 334).

²⁾ A. a. O. p. 40 ff.

³⁾ Organologische Studien, 1874.

⁴⁾ Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. III: Über die Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo im Ei und über die erste Teilung des Froscheies (Breslauer ärztl. Zeitschr., 1885, No. 6—9; vgl. Gesammelte Abhandl., Bd. II, p. 276 ff.). Von späteren Autoren nenne ich noch R. Prein, Über den Einfluß mechanischer Hemmungen auf die histologische Entwicklung der Wurzeln (Dissertation, Bonn 1908).

⁵⁾ Über den Einfluß von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich teilenden Pflanzenzellen (Ber. d. D. Bot. Ges., 1896, Bd. XIV, p. 378; ausführlicher in Jahrb. f. wiss. Bot., 1902, Bd. XXXVII, p. 55); daselbst ausführliche Literaturangaben.

⁶⁾ Über Kern- und Zellteilung bei *Solanum tuberosum* (Flora, 1899, Bd. LXXXVI, p. 214; vgl. auch Olufsen, Untersuchungen über Wundperidermbildung an Kartoffelknollen (Beihefte z. Botan. Centralbl., 1903, Bd. XV, p. 269).

⁷⁾ Über den Einfluß von Druckwirkungen auf die Wurzel von *Vicia faba* (Dissertation, Bonn 1901).

Bei Befunden, welche den genannten analog sind, wird zu prüfen sein, ob wirklich die Stellung des Kerns und der Kernspindeln primär von den richtenden Einflüssen bestimmt wird, oder ob die primäre Wirkung dem Cytoplasma und dem Wachstum der Zelle gilt. Kniep¹⁾ diskutiert mit Recht die Möglichkeit, ob nicht vielleicht bei den Eiern von *Fucus*, von deren Keimungserscheinungen schon oben die Rede war (p. 470), der primäre Einfluß des Lichtes, zu dessen Richtung sich die erste Querwand der keimenden Eier senkrecht stellt, sich „direkt auf das Plasma erstreckt, in diesem die Polarität determiniert, und daß erst als Folge dieser Determinierung die Kernspindel eine der Lichtrichtung parallele Lage einnimmt“.

Darüber, welche Faktoren z. B. die Kerne der Epidermiszellen mancher Pflanzen, deren Teilungen zunächst nur zur Bildung von Antiklinen geführt hatten, vor der Korkbildung plötzlich zu periklinen Teilungen veranlassen, sind, soweit ich sehe, keine Untersuchungen angestellt worden. Daß unter abnormalen Bedingungen auch die Epidermiszellen von Gewächsen, welche keinen Kork zu bilden vermögen, und sich nur durch Antikline fächern, zur Bildung perikliner Wände veranlaßt werden können, habe ich an einer Dipterengalle der Ulme erwiesen²⁾: chemische Reize bestimmen also hier Wachstums- und Kernteilungsrichtung und die Lage der Querwand. In diesem Falle und vielen anderen wird wohl primär die Wachstumsrichtung durch den Reiz bestimmt worden sein (vgl. oben p. 477) und sekundär das Wachstum auf die Lage der Kernspindel Einfluß gewonnen haben.

Auch darüber, ob die Polarität eines Zellkerns durch Einflüsse von außen bestimmt oder geändert werden kann, insbesondere ob auch bei pflanzlichen Eiern, z. B. bei den der Fucaceen, die Kopulationsrichtung dem ursprünglich wohl isotropen Ei seine Polarität geben kann, wie es Roux³⁾ für das Froschei gezeigt hat, liegen noch keine Untersuchungen vor.

Für die Ablenkungen, welche die Kernachsen auch beim normalen Verlauf der Gewebsbildung ständig erfahren (vgl. Fig. 10) und welche nach Giesenhausen in der oben geschilderten Weise rückgängig gemacht werden, führt der genannte Autor⁴⁾ auf die beim Wachstum unausbleiblichen Umlagerungen im Protoplasma und auf Verschie-

¹⁾ Beiträge zur Keimungsphysiologie und -Biologie von *Fucus* (Jahrb. f. wiss. Bot., 1907, Bd. XLIV, p. 635).

²⁾ E. Küster, Cecidiologische Notizen. I: Über die Beteiligung der Epidermis an anormalen Gewebewucherungen (Flora, 1902, Bd. XC, p. 67).

³⁾ W. Roux, Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. IV: Die Bestimmung der Medianebene des Froschembryo durch die Kopulationsrichtung des Eikerns und des Spermakerns (Arch. f. mikrosk. Anat., 1887, Bd. XXIX, p. 157).

⁴⁾ A. a. O. p. 59, 60.

bungen des Zellkerns zurück und sieht in ihnen auf Kny's Ergebnisse hin auch eine Wirkung der Gewebespannungen, welche die Zellen mechanischem Druck und Zug aussetzen. Es wäre möglich und näher zu untersuchen, ob unter bestimmten Bedingungen, z. B. unter abnormalen Ernährungsverhältnissen (infolge veränderter Plasmakohäsion oder veränderter Adhäsion des Plasmas an die Zellhaut), schiefstehende Kernspindeln vom Plasma nicht mehr bis zur Erreichung einer relativen Gleichgewichtslage verschoben werden können, so daß abnormalerweise schiefe Querwände zustandekommen. Berichte über solche pathologische Befunde liegen in der Literatur hier und da bereits vor.¹⁾

III. Membranbildung.

Von den Vorgängen, welche die definitive Ausgestaltung der Zelle bedeuten — Veränderungen der Membran, Ausbildung und Vermehrung der Chromatophoren und anderer lebendiger oder toter Inhaltskörper, Veränderungen in der Beschaffenheit des Zellsaftraumes —, sind die an der Membran leicht wahrnehmbaren Veränderungen in ihrer Abhängigkeit von äußeren Faktoren und äußeren Eingriffen relativ am besten bekannt.

Wir beginnen mit der Besprechung derjenigen Membranbildungsvorgängen, welche nach gewaltsamen Eingriffen in die intakte Zelle wahrnehmbar werden.

* *

Nach Verletzung einer Zelle spielen sich an ihrem lebendigen Inhalt entweder regressive Vorgänge ab — wie vakuolige Degeneration des Cytoplasmas, des Zellkerns, auch der Chromatophoren —, oder es treten Restitutionsvorgänge ein, d. h. Prozesse, durch welche der Zellenrest wieder dem dauerfähigen Zellenganzen mehr oder minder ähnlich wird. Die wichtigsten und sinnfälligsten Restitutionsvorgänge sind diejenigen, welche die Membranhülle des bloßgelegten Plasmaleibes wieder vervollständigen, oder diesem eine ihn allseits auskleidende Membran geben.²⁾

¹⁾ Vgl. z. B. G. Klebs, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen, Jena 1896, p. 288 (Beobachtungen an Oedogonium) u. v. a.

²⁾ Literatur bei Küster, Patholog. Pflanzenanatomie, Jena 1903, p. 10, und Neue Ergebnisse auf dem Gebiet der pathologischen Pflanzenanatomie (Lubarsch-Ostertag, Ergebn. d. allgem. Pathol. u. pathol. Anat. d. Menschen u. d. Tiere, XI. Jahrg., 1. Abt., 1907, p. 387).

Restitutionsvorgänge treten sowohl an Zellen ein, deren Cellulosewand stellenweise zerstört oder abgetragen worden ist, als auch an lebendigen Plasmaballen, die einer durch Verwundung geöffneten Zelle entstammen, sowohl an Zellen, deren Plasma durch gröbliche Verwundung von der Membran getrennt worden ist, als auch dann, wenn durch Plasmolyse dieselbe Trennung erreicht worden ist.

Die direkte Berührung des lebendigen Zelleninhalts mit der umgebenden Flüssigkeit ruft nach Prowazek¹⁾ zunächst die Bildung einer Niederschlagsmembran an jenem hervor, — besonders deutlich sind diese Membranen z. B. an ausgestoßenen isolierten Plasmaballen von *Vaucheria* zu sehen, bei der sie eine beträchtliche Festigkeit er-

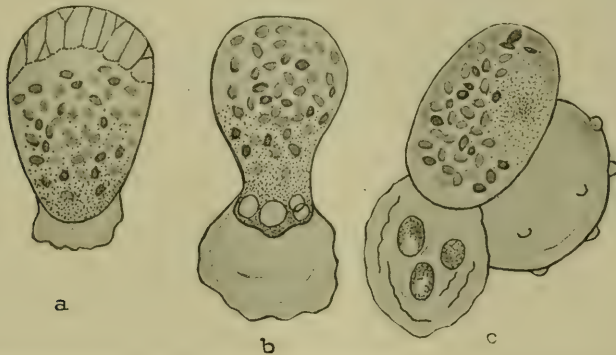


Fig. 11. *Vaucheria*-Plasmatropfen mit Niederschlagsmembranen (nach Prowazek).

reichen, „so daß sie . . . auf mechanische Reize hin platzen, worauf der Protoplast aus ihnen wie aus einem Gehäuse herausschlüpft und mit einer neuen Membran sich umgibt (vgl. Fig. 11)“.

Gaidukov²⁾ will die Bildung neuer Hyaloplasmaschichten als eine Umwandlung der Cytoplasmasole in Cytoplasmagele auf die Wirkung der im umgebenden Medium enthaltenen Elektrolyte zurückführen; bei seinen Mitteilungen handelt es sich freilich nur um eine Reihe von Vermutungen, die noch keineswegs als erwiesen angesehen werden können. — Bei *Bryopsis* konnte ich beobachten, daß an verletzten Schläuchen das Cytoplasma — nur manchmal, keineswegs immer — sogleich nach Öffnung der Zelle zu einem ansehnlichen Niederschlagspfropf erstarrt, der die Wunde augenblicklich schließt³⁾, da die entstehende Masse allseits fest an der Membran anhaftet. Dieser Gerinnungsvorgang erinnert an das mikroskopische Bild eines

¹⁾ S. Prowazek, Zur Regeneration der Algen (Biolog. Centralbl., 1907, Bd. XXVII, p. 737).

²⁾ N. Gaidukov, Ultramikroskopische Untersuchungen der Stärkekörner, Zellmembranen und Protoplasten (Ber. d. D. Bot. Ges., 1906, Bd. XXIV, p. 581).

³⁾ E. Küster, Über *Derbesia* und *Bryopsis* (ibid. 1899, Bd. XVII, p. 77).

erstarrenden Wachstropfens; in der erstarrenden Masse entstehen wenige Augenblicke nach der Verwundung kleine Kristalle, die man unter dem Mikroskop wachsen sehen kann.

Ausführlich eingehen müssen wir auf die Membranbildung an plasmolysierten und verwundeten Zellen.

Nachdem Nußbaum¹⁾ und Gruber²⁾ gezeigt hatten, daß Teilstücke von Infusorien nur dann regenerieren, wenn das betreffende Zellfragment den Zellkern enthält, erbrachte Klebs³⁾ den Nachweis, daß an zerstückelten Pflanzenzellen überall da eine Neubildung der Membran erfolgt, wo der Zellkern in einem Plasmastück erhalten geblieben ist; kernlose Plasmastücke bleiben unbehäutet. Klebs führte eine sehr einfache Methode ein, die seitdem für Untersuchungen verschiedener Art gedient hat: legt man Algenzellen — z. B. solche von *Zygnema* — oder ähnliches Material in starke (bis 25 proz.) Rohrzuckerlösung, so zerfällt das Protoplasma bei der plasmolytischen Kontraktion nicht selten in zwei gesonderte Ballen: nur einer von diesen kann natürlich den Zellkern enthalten. Fig. 12 zeigt das Aussehen einer *Zygnema*-Zelle etwa drei Wochen nach der Plasmolyse: nur der kernhaltige Plasmaballen (n) hat eine Membran gebildet. — derselbe ist auch nicht unbeträchtlich gewachsen: an dem kernlosen Stück sind keinerlei Restitutionsvorgänge erkennbar geworden.

Einen weiteren wichtigen Fortschritt brachten die Experimente Townsend's⁴⁾: kernlose Plasmaportionen können sich mit einer Cellulosehaut umgeben, wenn sie durch freie Plasmafäden mit dem kernhaltigen Plasmastück der plasmolysierten Zelle verbunden sind. Oft genug bleiben ja in der Tat die Plasmaanteile plasmolysierter



Fig. 12. Plasmolysierte Zelle von *Zygnema*, oben kernloser Plasmaballen (o), unten der kernhaltige (n) (nach Klebs).

¹⁾ Nußbaum, Über spontane und künstliche Teilung (Sitzungsber. niederrhein. Ges., Bonn 1884). Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie (Arch. f. mikrosk. Anat., 1886, Bd. XXVI, p. 485).

²⁾ Gruber, Über künstliche Teilung bei Infusorien, I u. III (Biolog. Centralbl. Bd. IV, 1885, p. 717, Bd. V, 1886, p. 137), Zur Physiologie und Biologie der Protozoen (Ber. d. naturforsch. Gesellsch. Freiburg i. Br., Bd. I, 1886).

³⁾ Vgl. besonders Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle (Untersuch. aus d. Botan. Inst. Tübingen, 1888, Bd. II, p. 489), von demselben auch Über den Einfluß des Kerns in der Zelle (Biolog. Centralbl., 1887, Bd. VII, p. 161), Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle (Ber. d. D. Bot. Ges., 1887, Bd. V, p. 181) u. a.

⁴⁾ Der Einfluß des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut (Jahrb. f. wiss. Bot., 1897, Bd. XXX, p. 484).

Zellen durch feinste Fäden miteinander in Verbindung, und Townsend zeigte, daß diese die vom Kern ausgehende Wirkung mehrere Millimeter weit leiten können. Ja es genügt sogar die Kontinuität des lebendigen Plasmas, wie sie offenbar durch die Plasmodesmen zwischen dem kernlosen Plasma der Cucurbitaceensiebröhren und dem kernhaltigen der Nachbarzellen vermittelt wird: am plasmolysierten Siebröhreninhalt von *Cucurbita* und *Bryonia* beobachtete Townsend Membranneubildung.

Zuletzt hat Palla das Wort in dieser Angelegenheit ergriffen und zur Rechtfertigung seiner schon früher veröffentlichten Angaben neue Beobachtungen mitgeteilt, welche den Nachweis erbringen, daß in manchen Fällen auch ohne unmittelbare Anwesenheit des Zellkerns und ohne Übertragung seines Einflusses durch Plasmafäden bei Zellen bestimmter Art nach Plasmolyse Membranneubildung eintreten kann.¹⁾ Pollenschläuche (*Galanthus nivalis*), die geplatzt waren und ihre Kerne und einen Teil ihres Cytoplasmas dabei verloren hatten, vermochten um den in ihnen verbliebenen Rest des Cytoplasmas noch eine Haut zu bilden; ähnliche Beobachtungen ließen sich an anderen Objekten machen: Palla bildet zwei getrennt voneinander kultivierte Stücke eines *Marchantia*-Rhizoids ab, dessen apikales Stück den abgestorbenen Zellkern und tote hautlose Plasmaballen enthält, während in dem oberen Stück zahlreiche Plasmaportionen sich mit Cellulosehäuten neu ausgestattet haben. Analoge Resultate wurden von Palla mit Brennhaaren von *Urtica* erzielt.²⁾

¹⁾ Beobachtungen über Zellhautbildung an des Zellkerns beraubten Protoplasten (Flora, 1890, Bd. LXXIII, p. 314) und über Zellhautbildung kernloser Plasmateile (Ber. d. D. Bot. Ges., 1906, Bd. XXIV, p. 408). In demselben Sinn wie Palla hat sich auch Acqua (Contribuzione alla conoscenza della cellula vegetale, Malpighia, 1891, Vol. V, p. 1) über die Umhütung kernlosen Cytoplasmas ausgesprochen. Außerdem beobachtete v. Wisselingh (Over wandvorming bij kernlooze cellen, Botan. Jaarboek, 1904, Vol. XIII; vgl. Botan. Zeitg., 1907, Bd. LXV, Abt. 2, p. 138) an kernlosen Spirogyrazellen (Behandlung mit Chloralhydrat, vgl. o. p. 495) Wandbildung, allerdings ohne vorausgegangene Plasmolyse. — Meine Angaben in der Pathol. Pflanzenanatomie (1903, p. 15), welche Townsend folgen und Palla's Angaben als widerlegt bezeichnen, sind nach der neuen Veröffentlichung des letzteren im oben ersichtlichen Sinn zu berichtigen. — Mitteilungen über die Umhütung kernloser Zellen veröffentlichte ferner auch Alex. Grüttner (Über die Erzeugung kernloser Zellen und über das Verhalten von in Teilung begriffenen Zellen gegenüber anästhetisch wirkenden Mitteln; Dissertation, Erlangen 1897); seine Versuche scheinen aber nicht mit allen erforderlichen Kautelen angestellt worden zu sein.

²⁾ Einigermassen vergleichbare Anschauungen, bei welchen man auch von einer Nachwirkung des Kerns gelegentlich gesprochen hat, sind an zoologischen Objekten bereits vor längerer Zeit beobachtet worden. Gruber (1886 a. a. O.) stellte fest, daß an kernlosen Fragmenten von Protozoen unvollendete Peristomanlagen sich weiter entwickeln können; Balbiani (Nouvelles recherches expérimentales sur la mérotomie des infusoires ciliées, Arch. de Micrographie, 1891/92, T. IV, p. 369) sah kernlose Stücke von Individuen, die unmittelbar vor der Teilung standen, sich vorübergehend

Zu diskutieren bleibt noch die Frage, worin der merkwürdige Einfluß des Kerns auf die Tätigkeit des Cytoplasmas bestehen mag; denn auch nach Palla's Beobachtungen müssen wir dem Kern eine besondere Rolle und Wirkung zusprechen. Letztere ist offenbar keine direkte in dem Sinne, daß der Kern selbst die Cellulose liefere, sondern eine indirekte — vielleicht der Art, daß der Kern das Cytoplasma zur Bildung von Membransubstanz anregt oder es in einem zur Membranproduktion fähigen Zustand erhält. Für die von Palla beobachteten Fälle könnte man annehmen, daß bei ihnen das Cytoplasma der betreffenden Pflanzenspecies und Zellenarten an sich schon und dauernd des Kerneinflusses für die Membranbildung nicht bedürfe, oder daß eine Nachwirkung des Kerns vorliegt, und daß dieser dem Cytoplasma vor seiner Beseitigung noch die erforderlichen Stoffe liefert. Palla, welcher reichliche Membranmassen namentlich an Pollenschläuchen entstehen sah, nimmt an, daß jene hypothetischen erforderlichen Stoffe den Reservestoffen des Pollenkorns entstammen; mit den Assimilationsprodukten der chloroplastenhaltigen Versuchsobjekte werden wohl die zur Membranbildung Anlaß gebenden Stoffe nicht identifiziert werden dürfen, da die Assimilation auch in kernlosen, zur Membranbildung nicht befähigten Plasmastücken ihren Fortgang nimmt. Palla nimmt ferner an, daß die fraglichen Stoffe von Zelle zu Zelle wandern können: er beobachtete, daß Wurzelhaare, die im Zusammenhang mit ihrer Wurzel der Plasmolyse unterworfen worden waren, gerade um den an der Basis des Haares liegenden kernlosen Plasmaanteil eine verhältnismäßig dicke Membran bildeten.¹⁾ Ebenso wie Strumpf²⁾, der seine Annahme aber nicht durch Experimente stützen kann, ist auch Palla der Meinung, daß jugendliche Zellen in ihrem Cytoplasma die erforderliche Stoffe reichlicher besitzen als ältere. Wenigstens erzielte er nur mit Brennharen jugendlicher *Urtica*-Pflanzen die oben geschilderten Resultate. Die Ergebnisse Klebs' führt Strumpf auf die winterliche Jahreszeit zurück, zu der jener seine Versuche an plasmolysierten Algenzellen anstellte.³⁾

einschnüren; Regeneration an kernlosen Fragmenten von Ciliaten (Stentor) beobachtete Prowazek (Beitrag zur Kenntnis der Regeneration und Biologie der Protozoen, Arch. f. Protistenkunde, 1904, Bd. III, p. 44).

¹⁾ Palla, a. a. O. 1890, p. 324.

²⁾ Zur Histologie der Kiefer (Anzeiger Akad. d. Wiss. Krakau, 1898, p. 312).

³⁾ Ich verweise auf die einschlägigen Abhandlungen wie Gerassimoff, Über die Lage und die Funktion des Zellkerns (Bull. Soc. imp. Naturalistes Moscou, 1899, No. 2 u. 3), J. Loeb, Warum ist die Regeneration kernloser Protoplasmastücke unmöglich oder erschwert? (Arch. f. Entwicklungsmechanik, 1899, Bd. VIII), Göbel, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen, Leipzig-Berlin 1908, p. 78, E. Palla, Über Zellhautbildung kernloser Plasmateile (Ber. d. D. Bot. Ges., 1906, Bd. XXIV, p. 408), u. a. m.

Welchen Einfluß die Masse der im Cytoplasma liegenden Kernsubstanz auf den Vorgang der Membranbildung und insbesondere auf seine Schnelligkeit hat, bedarf näherer Untersuchung. Prowazek¹⁾ gibt an, daß Plasmaballen von *Bryopsis* um so schneller regenerieren, je mehr Kerne sie enthalten.

Wohl die einzige Methode, welche uns die Wirkungsweise des Kerns und seine Bedeutung für die Membranbildung klar erkennbar machen wird, die aber bisher noch keine Resultate geliefert hat, wird darin bestehen, daß wir durch bestimmte Ernährungs- oder Kulturbedingungen irgendwelcher Art dem kernlosen Cytoplasma den Zellkern zu ersetzen suchen. Wenn es späteren Forschern gelingen sollte, eine Kombination der Kulturbedingungen zu finden, unter welchen kernloses Cytoplasma, das bei der gewöhnlichen, bisher angewandten Behandlung unbehütet bleibt, eine Membran bildet, so wird die Annahme erlaubt sein, daß beim normalen Verlauf der Dinge der Zellkern auf chemischem oder anderem Wege dem Cytoplasma ähnliche Bedingungen schafft wie sie der Experimentator angewandt und als wirksam erkannt hat, — oder daß wenigstens diese dieselben Veränderungen im lebenden Plasma hervorrufen, wie sie der Zellkern hervorruft, und die ihrerseits die Veranlassung zur Membranbildung werden.²⁾

Hat bei allen Pflanzen das Cytoplasma die Fähigkeit, nach Plasmolyse neue Membransubstanz zu bilden, und sind bei den vielzelligen mit differenzierten Geweben ausgestatteten Pflanzen alle Zellenarten hierzu in gleicher Weise befähigt? Wenigstens mit der ersten der beiden Fragen haben sich bereits mehrere Autoren beschäftigt. Klebs (a. a. O.) zunächst stellte fest, daß Desmidiaceen und Diatomeen nach Plasmolyse keine neue Membran bilden; der Punkt verdient erneute Prüfung und näheres Studium. Den höheren Pflanzen geht die Fähigkeit zur Bildung der Restitutionsmembranen zwar nicht

¹⁾ Prowazek, Beiträge zur Protoplasmaphysiologie (Biolog. Centralbl., 1901, Bd. XXI, p. 87); vgl. auch Gruber a. a. O.

²⁾ Diese Forderungen und Erwägungen, welchen ich mich durchaus anschließe, gehen auf Klebs zurück. Haberlandt (Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen, Jena 1887, p. 10) schreibt hierzu: „Die Tätigkeit eines so überaus kompliziert gebauten und kompliziert funktionierenden Organs, wie der Zellkern es ist, durch bestimmte äußere Einflüsse ersetzen zu wollen, ist meiner Ansicht nach ein aussichtsloses Beginnen. Eine der nächstliegenden Konsequenzen der Klebs'schen Auffassung wäre die, daß es möglich sein müßte, unter gewissen äußeren Bedingungen auch das kernlose Teilstück einer Zelle zu vollständiger Regeneration zu veranlassen und so den Zellkern in seiner Funktion als „arterhaltenden Bestandteil der Zelle“ überflüssig zu machen.“ Ich halte hiergegen die Klebs'sche Auffassung durchaus nicht für unberechtigt und übertrieben kühn; die neuen Versuche über künstliche Parthenogenese (J. Loeb u. a.) haben gezeigt, daß es durch äußere Mittel gelingt, sogar die Spermatozoen als eibefruchtende Elemente zu „ersetzen“.

ab, immerhin ist sie bei den niederen Pflanzen doch wohl weiter verbreitet als bei jenen. Klebs' Vermutung, daß die Dikotyledonen diese Fähigkeit nicht hätten, ist durch die Untersuchungen von Palla, Townsend, neuerdings auch Mann¹⁾ widerlegt worden.

Der Fall, daß kernhaltige Zellen nach Loslösung des Plasmas von der Wand zunächst keine neue Membran bilden, liegt z. B. in den Eizellen und Spermatozoen vieler Algen vor: bei den nackten *Fucus*-Eiern u. a. tritt eine Membranbildung erst ein, wenn sie sich mit Spermatozoen vereinigt haben. Hier und in ähnlichen Fällen genügt also der Kern nicht, um das Cytoplasma zur Membranbildung anzuregen; diese tritt aber ein, wenn das Spermatozoon mit dem Ei sich vereinigt hat. Hieraus ergibt sich die Aufgabe, experimentell das unbefruchtete Ei zur Membranbildung anzuregen. Loeb findet, daß Echinodermeneier durch die Aufnahme des Spermatozoons zu einer bescheidenen Wasserabgabe veranlaßt werden²⁾, und daß das Auspressen von Wasser die Bildung der Befruchtungsmembran vorbereitet; damit lassen sich (Loeb a. a. O.) die zahlreichen Beobachtungen über künstliche Parthenogenese in hypertonen Lösungen in Einklang bringen. Botanischerseits können jenen die von Klebs³⁾ an *Spirogyra* gesammelten Erfahrungen an die Seite gesetzt werden: durch wasserentziehende Mittel gelang es, *Spirogyra*-Zellen, die unmittelbar vor der Kopulation standen, zur Plasmolyse und Parthenosporenbildung, also Membranbildung zu bringen. Wie etwa eine bei der Befruchtung an den Eiern mancher Algen eintretende Systole ihre Fähigkeit zur Membranbildung, insbesondere ihrer parthenogenetischen Membranbildung beeinflussen mag, bedarf noch näherer Untersuchung.

Viele Geschlechtszellen sind übrigens in diesem Zustande, beim Ausbleiben einer sexuellen Fusion sich mit einer Membran zu umkleiden und damit ihre parthenogenetische Entwicklung einzuleiten; Beispiele liefern sowohl die schwärmenden Gameten vieler Grünalgen, als auch die Spermatozoen der Phäophyceen und Oedogonien⁴⁾; darüber, ob auch bei ihnen der parthenogenetischen (ephebogenetischen) Entwicklung

¹⁾ Br. Mann (Untersuchungen über Zellhautbildung um plasmolysierte Protoplasten. Borna-Leipzig 1906) beobachtete Restitutionsmembranen an Stengel- und Blattzellen von *Caltha palustris*, *Sedum spurium*, *Jussieu grandiflora*, *Primula sinensis* (Haare) u. a., seine Dissertation bringt im übrigen nichts nennenswertes Neues.

²⁾ J. Loeb, Über Befruchtung, künstliche Parthenogenese und Cytolyse des Seeigeleies (Arch. f. d. ges. Physiol., 1904, Bd. CIII; vgl. Loeb, Unters. über künstliche Parthenogenese usw., Leipzig 1906, p. 288 ff.). [Nachträglich sei noch auf J. Loeb, Über die osmotischen Eigenschaften und die Entstehung der Befruchtungsmembran beim Seeigelei (Arch. f. Entwicklungsmechanik 1908, Bd. XXV, p. 82) verwiesen.]

³⁾ Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1906, p. 247.

⁴⁾ Klebs, a. a. O. p. 299.

ein spontanes Auspressen von Wasser vorausgehen mag, oder was für Veränderungen anderer Art mit der Zelle vor sich gehen mögen, bevor sie zu Membranbildung fähig werden, sind keine Untersuchungen angestellt worden.

Wir haben oben verschiedene Mittel angeführt, durch welche das Cytoplasma zu lokaler Membranneubildung gebracht werden kann: Verwundung, Plasmolyse. Die Analyse der Faktoren, welche dabei an den betreffenden Stellen die Membranbildung veranlassen, ist nur vermutungsweise in Angriff genommen worden, so z. B. hält Klebs¹⁾ auf Grund seiner Untersuchungen an *Mucor* Konzentrationsunterschiede für den maßgebenden Faktor (ob mit Recht?). Wir werden die Beantwortung dieser entwicklungsmechanischen Frage am besten dadurch fördern, daß wir andere Mittel ausfindig zu machen suchen, durch welche an der Pflanzenzelle dasselbe Reaktionsresultat erzielt werden kann.

Es wäre hier zunächst daran zu erinnern, daß das Eindringen von Fremdkörpern in die lebende Zelle, diese vielfach zu lokalen Membranbildungen anregt: der Fremdkörper wird von Zellwandsubstanz umkleidet: die Hyphen der intercellular wuchernden Ustilagineen werden oft von Cellulose umscheidet²⁾, ebenso unter Umständen die Haustorien mancher Peronosporaceen³⁾ und die Pilzknäuel gewisser endotropher Mykorrhizen.⁴⁾ Als Fremdkörper kommen auch unlösliche Exkrete, die im Zellenlumen liegen, in Betracht; ich erinnere an die durch ihre Umhütung gekennzeichneten Rosanoff'schen Kristalle und die von Berthold⁵⁾ untersuchten umhüteten Öltropfen der Aristolochiaceen, Piperaceen und Lauraceen. Auch abgestorbene Plasmaportionen können durch einen der Defäkation membranloser Protisten vergleichbaren Vorgang aus dem lebendigen Cytoplasma an die Wand der Zelle befördert werden; über ihnen bildet sich nach den Beobachtungen Němec's eine neue Celluloseschicht.⁶⁾ Es wäre die Möglichkeit zu erwägen, daß Veränderungen in den Oberflächenspannungsverhältnissen bei der lokalen Membranbildung mitsprechen.

¹⁾ A. a. O. p. 512 ff.; vgl. oben p. 485, Anm. 4.

²⁾ Hinweise auf frühere Autoren und eigene Beobachtungen bei H. v. Guttenberg, Beiträge zur physiol. Anatomie der Pilzgallen, Leipzig 1905.

³⁾ v. Guttenberg, a. a. O.

⁴⁾ Vgl. W. Magnus, Studien an der endotrophen Mykorrhiza von *Neottia nidus avis* L. (Jahrb. f. wiss. Bot., 1900, Bd. XXXV, p. 205); Shibata, Cytologische Studien über die endotrophen Mykorrhizen (Jahrb. f. wiss. Bot., 1902, Bd. XXXVII, p. 643), — letzterer sah statt der Cellulose eine amyloidähnliche Substanz entstehen.

⁵⁾ Studien über Protoplasmamechanik, Leipzig 1886, p. 26.

⁶⁾ Über Ausgabe ungelöster Körper in hautumkleideten Zellen (Sitzungsber. K. böhm. Ges. Wiss., 1899).

Wenden wir uns jetzt dem Dickenwachstum der Membranen und seiner Abhängigkeit von äußeren Bedingungen zu, so dürfen wir mit dem Hinweis auf diejenigen Fälle beginnen, in welchen lokale Reize eine lokale Membranverstärkung zur Folge haben. Ein dickes Membranpolster entsteht zuweilen¹⁾ an der Innenseite derjenigen Membranen, in welche das Haustorium eines Mehлтаupilzes einzudringen sich anschickt.

Lokale Bildung von Membranverdickungen, Zäpfchen, linsenförmigen, sphärokristallartigen Auflagerungen usw. ist außerordentlich häufig und an Rhizoiden, Wurzelhaaren, Pilzhypen u. a. leicht zu beobachten.²⁾ Sie entstehen, auch ohne daß lokal einwirkende äußere Faktoren vorher sich geltend gemacht hätten oder nachweisbar geworden wären, so daß der Ort der Membranproduktion wohl durch innere Faktoren bestimmt wird. In giftigen Lösungen bilden *Aspergillus* u. a. bald spärlich, bald dicht gedrängt Membranverdickungen aus³⁾, jede Ernährungsstörung und Wachstumshemmung scheint zum Anlaß solcher Celluloseproduktion werden zu können. Die „Pektinmassen“, welche Horn⁴⁾ in den Schläuchen von *Achlya* unter dem Einfluß metallhaltiger Lösungen entstehen sah, und welche zuweilen das Lumen der Schläuche streckenweise vollständig erfüllen, sind mit den erwähnten Membranverdickungen für uns durchaus vergleichbar.

Allseitige Membranbildung, wie sie den Steinzellen und anderen mechanischen Zellen der normalen Pflanzengewebe ihren Charakter gibt, läßt sich auf verschiedene Weise künstlich hervorrufen. Pro-wazek⁵⁾ sah, daß verletzte Zellen von *Cladophora* bei der Bildung einer Restitutionsmembran nicht nur am freigelegten Teil der Protoplasten Cellulose produzieren, sondern diese ringsherum auch unter den noch vorhandenen Teilen der alten Membran ausbilden. Für die Erforschung der Bedingungen, welche die mehrmalige Produktion neuer Verdickungslamellen an normal sich entwickelnden oder experimentell beeinflussten Zellen veranlassen, eignen sich vielleicht die von Klebs benutzten Algen⁶⁾, deren Zellen nach Plasmolyse in Glukoselösung sich nicht nur umhüllen, sondern sogar mit dicken Membranpanzern umgeben (*Zygnema* u. a.). Vielleicht ist bei Zellen

¹⁾ vgl. Smith, The haustoria of the Erysipheae (Botan. Gaz., 1900, Vol. XXIX, p. 153).

²⁾ Literatur habe ich 1903 a. a. O. p. 62 ff. zusammengestellt.

³⁾ K. S. Iwanoff, Über die Wirkung einiger Metallsalze und einatomiger Alkohole auf die Entwicklung von Schimmelpilzen (Centralbl. f. Bakteriologie, 2. Abt., 1904, Bd. XIII, p. 139); Raciborski, Einige Chemomorphosen des *Aspergillus niger* (Bull. de l'Acad. Sc. de Cracovie, 1906, p. 764).

⁴⁾ Experimentelle Entwicklungsänderungen bei *Achlya polyandra* de Bary (Ann. mycol., 1904, Vol. II, p. 207).

⁵⁾ A. a. O. 1907 p. 41.

⁶⁾ S. oben p. 504, Anm. 3.

dieser Art eine langsam vor sich gehende Systole des lebendigen Zellinhalts wirksam mit im Spiele; auch bei ungestörtem Verlauf der Zellentwicklung scheint Membranneubildung („Kappenbildung“) einer (allmählich oder ruckweise sich vollziehenden) Systole der Protoplasten zu folgen.

Ebenso wie lokales Flächenwachstum der Zellhaut (s. o. p. 465, 466) hat man auch lokales Dickenwachstum in kausale Beziehung zu der Lage des Zellkerns zu bringen versucht: Haberlandt¹⁾ nimmt an, daß die Zellhaut in nächster Nähe und unter dem Einfluß des Zellkerns sich verdicke. Die physiologische Beteiligung des Zellkerns am lokalen Dickwachstum der Membran mag nicht in Zweifel gezogen werden; bestreiten möchte ich aber, daß diese Beteiligung aus der nachbarlichen Lage des Zellkerns und der verdickten Membranstelle erhellt, und daß des Zellkerns Nähe zu den physiologischen Voraussetzungen des Verdickungsprozesses gehöre oder diesen auch nur fördere.²⁾ Neuerdings ist v. Derschau³⁾ für die von Haberlandt (a. a. O.) vorgetragene Lehre auf seine am Moosperistom gesammelten Erfahrungen hin eingetreten: „solange der eigentliche Verdickungsprozeß noch nicht begonnen hatte, konnte dem Cytoplasma in gewisser Richtung eine aktive Rolle nicht abgesprochen werden. Diese aktive Rolle des letzteren erstreckt sich auf die dem Verdickungsvorgange vorhergehende ungleiche Cytoplasmaverteilung und der gleichmäßigen Ausbreitung derselben an der zu verstärkenden Membran . . . Eine leitende Tätigkeit des Kerns konnte erst mit Beginn des lokalen Verdickungsprozesses sicher festgestellt werden.“ v. Derschau erschließt diese aus der Lagerung des Zellkerns. Derselbe Autor⁴⁾ bringt auch lokale Veränderungen in dem der Zellwand anliegenden Kern und einseitige Stoffabgabe seitens des letzteren (nukleolare Substanz) mit dem lokalen Dickenwachstum der Membran in Verbindung (Peristomzähne, Epidermiszellen von *Olea aquifolia*). „Daß die nukleolare Substanz in zweckmäßiger Weise nach ihrem Bestimmungsort gelangt, wird durch entsprechende Ortsveränderungen der Nukleolen in Verbindung mit bestimmten Leitungsbahnen nach dem Verbrauchsherde hin erzielt.“ Auch an Strasburger's Angaben über die Wanderung der Zellkerne nach den Stellen der Zoosporenoberfläche, an welchen Cilien gebildet werden „sollen“ (*Vaucheria*, *Oedogonium*), möchte ich

¹⁾ P. Haberlandt, Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen. Jena 1887.

²⁾ E. Küster, Über die Beziehungen der Lage des Zellkerns zu Zellenwachstum und Membranbildung (Flora 1907, Bd. 97, p. 1).

³⁾ M. v. Derschau, Die Entwicklung der Peristomzähne der Laubmoosporogonien. Ein Beitrag zur Membranbildung (Botan. Zentralbl. 1900, Bd. LXXXII, p. 161).

⁴⁾ M. v. Derschau, Wanderung nukleolarer Substanz während der Karyokinese und in lokal sich verdickenden Zellen (Ber. d. D. Bot. Ges., 1904, Bd. XXII, p. 400).

hier erinnern.¹⁾ — Daß die lokale Anhäufung des Cytoplasmas in relativ engem kausalem Zusammenhang mit dem lokalen Dickenwachstum der Zellhaut stehen kann, leuchtet insbesondere aus denjenigen Fällen ein, in welchen ein Teil des lokal gehäuften Cytoplasmas zu Membransubstanz sich verwandelt (vgl. v. Derschau a. a. O. 1900).

Die Betrachtung der normalen Gewebe, insbesondere der Gefäßbündel lehrt, daß eine Pflanzenspezies zur Ausbildung sehr verschiedenartiger typischer Wandverdickungsformen befähigt ist. Darüber, welche Bedingungen darüber entscheiden, ob z. B. ein Ringgefäß oder ein Netzgefäß entsteht, können wir uns zurzeit keinerlei Urteil erlauben. Daß die unter dem Einfluß von Ernährungs- oder Turgorstörungen entstehenden Membranverdickungen stets insofern strukturlos sind, als sie keine Tüpfelung aufweisen, habe ich bereits früher (1903 a. a. O.) hervorgehoben. In vereinzelt Fällen gelingt es, durch experimentelle Eingriffe spezifische Strukturerscheinungen verdickter Membranen aufzuheben; wie Horn (a. a. O.) für *Achlya polyandra* zeigte, ist die Tüpfelung der Oogonienwände von der Ernährung der Pilze abhängig: in Lösungen von Traubenzucker und Rohrzucker tritt Tüpfelung auf, in anderen Medien nicht.

Der Einfluß äußerer Bedingungen auf die Strukturdetails, die sich an verdickten Wänden wahrnehmen lassen, wird sich vielleicht an den charakteristisch verdickten Callushypertrophien der Orchideen und mancher anderen Gewächse²⁾ prüfen lassen.

IV. Anthocyanbildung.

Der rote Farbstoff macht sich so auffällig, daß die Frage nach den Gründen seines Auftretens und Ausbleibens sich geradezu von selbst stellt. Alle Versuche haben übereinstimmend gezeigt, daß Förde-

¹⁾ Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Histol. Beiträge Heft VI, Jena 1900, p. 188 ff. — In den Zoosporen von *Oedogonium* legt sich der Zellkern der Hautschicht an und diese wird an der entsprechenden Stelle verdickt; das so entstehende linsenförmige Stück trägt später die Cilien. „Der Zellkern büßt auch in diesem Falle, während er der Hautschicht anliegt, sein Kernkörperchen nicht ein, so daß es fraglich erscheinen kann, ob diese oder andere Kernbestandteile von ihrer Substanz an die Hautschicht abgeben, um sie direkt zu ernähren oder ihr lokales Wachstum nur anzuregen.“ „Nach vollzogener Anlage der cilientragenden Hautschichtverdickung verläßt der Zellkern diese Stelle, um sich . . . in das Innere der Zelle zurückzuziehen.“

²⁾ Literatur bei Küster, 1903, a. a. O., p. 95, von neueren Arbeiten vgl. z. B. Jordan, On some peculiar tyloses in *Cucumis sativus* (New Phytologist 1903, Vol. II, p. 209), M. Sprenger, Über den anatom. Bau der Bolbophyllinae (Dissertation Heidelberg 1904).

rung der Ernährung die Anthocyanbildung fördert, Rückgang der Ernährung die Anthocyanbildung zurückhält. Die Mittel, welche im Experiment angewandt werden können, sind mannigfaltig genug: kultiviert man Pflanzen in Zuckerlösungen, oder läßt man Teile von ihnen auf solchen schwimmen¹⁾, so tritt Rotfärbung ein, (Kultur von *Hydrilla* u. a. in Rohrzucker oder Traubenzucker, Einstellen der Blätter verschiedener Saxifragaceen u. a. in Zuckerlösungen); intensive Belichtung wirkt ähnlich, — vermutlich durch die gesteigerte Assimilationstätigkeit der hellbelichteten Pflanzen.²⁾ Lokale Nährstofffülle, wie sie nach Verwundung in unmittelbarer Nähe der Wundstelle oder nach Besiedlung durch tierische oder pflanzliche Parasiten in der Nähe der Infektionsstelle zustandekommen kann, genügt ebenfalls, um in vielen Pflanzen Anthocyanbildung hervorzurufen. Schwache Anthocyanbildung oder völliges Ausbleiben der Rötung beobachtet man zumal in Blüten dann, wenn den Pflanzen die Möglichkeit zum Assimilieren genommen wird (Verdunkelung³⁾, Entfernen der Blätter⁴⁾, Kultur im kohlenstofffreien Raum⁵⁾) oder die Assimilate durch Ringelung von den Blüten ferngehalten werden.⁶⁾ Daß Pflanzen, welche mit reichlichen Reservefonds ausgestattet sind, auch bei Verdunkelung noch Anthocyan bilden können, ist nicht sonderlich überraschend.⁷⁾ Übrigens könnten wohl bei der Wirkung des Lichtes auf die Anthocyanbildung, insbesondere auf die Rotfärbung der Blüten noch andere Beziehungen als diejenigen, welche durch die im Licht ermöglichte Assimilation und die Wirkung des

¹⁾ Vgl. namentlich Overton, Beobachtungen und Versuche über das Auftreten von rotem Zellsaft bei Pflanzen (Jahrb. f. wiss. Bot., 1899, Bd. XXXIII, p. 171) und D. Lj. Katič, Beitrag zur Kenntnis der Bildung des roten Farbstoffes (Anthocyan) in vegetativen Organen der Phanerogamen (Dissertation Halle a. S. 1905).

²⁾ Literatur habe ich 1903 a. a. O. p. 38 ff. zusammengestellt.

³⁾ Vgl. z. B. Sachs, Gesammelte Abhandlungen über Pflanzenphysiol., Bd. I, 2. Abt.: Über Lichtwirkungen an Pflanzen, Askenasy, Über den Einfluß des Lichtes auf die Farbe der Blüte (Botan. Zeitg., 1876, Bd. XXXIV, p. 1), Beulaygue, Influence de l'obscurité s. l. développ. des fleurs (Compt. Rend. Acad. Sc., Paris 1901, T. CXXXII, p. 720).

⁴⁾ Klebs, Über Variationen der Blüten (Jahrb. f. wiss. Bot., 1905, Bd. XLII, p. 157), Askenasy, a. a. O., Curtel, Rech. physiol. sur la fleur (Ann. Sc. nat., Bot. sér. VIII, T. 6, 1891, p. 217).

⁵⁾ H. Fischer, Belichtung und Blütenfarbe (Flora, 1908, Bd. XCVIII, p. 380): Versuche an *Iberis umbellata* und *Erodium cicutarium*.

⁶⁾ Laurent, Influence de la radiation sur la coloration des raisins (Compt. Rend. Soc. Roy. Bot. Belgique, 1890, T. XXIX, p. 71).

⁷⁾ Die Mengen der disponiblen Vorräte, welche zur Farbstoffbildung genügen, dürften sehr verschieden sein. Nicht nur Zwiebel- und Knollengewächse und rote Rüben produzieren im Dunkeln Anthocyan, sondern auch die stoffärmeren Zweige von *Aster puniceus*, *Prunus Padus* u. v. a. verhalten sich ebenso, während *Corylus avellana* nur bei Belichtung rote Zweige entwickelt (Friedr. Köhlhorn, Beiträge zur Kenntnis des Etiolements, Dissertation Göttingen 1904).

durch diese bedingten Stoffreichtums zustandekommen, eine Rolle spielen. Wie kompliziert die Verhältnisse liegen, zeigt ein Vergleich der von Sachs und H. Fischer angestellten Experimente (vgl. die Fußnoten): Sachs beobachtete, daß die Blüten sich normal färben, wenn die Blüten verdunkelt werden und die Blätter am Licht normal weiter assimilieren, während H. Fischer eine Reihe Beispiele für das entgegengesetzte Verhalten anführt.¹⁾ Wenn Göbel²⁾ im Viktoria-Warmhaus die Saftmale von *Viola arvensis* schwinden sieht, so ist für das Ausbleiben der Anthocyanbildung wohl die herabgesetzte Transpiration verantwortlich zu machen.³⁾

Die Frage, ob die Nährstofffülle an sich schon durch die Konzentration der vorliegenden Lösungen bei der Anthocyanbildung wirksam wird, oder ob bestimmten Stoffen eine spezifische Wirkung zukommt, werden wir nach den Untersuchungen Overton's (s. o.) dahin beantworten dürfen, daß im allgemeinen Zucker für die Anthocyanbildung erforderlich oder zum mindesten für sie förderlich ist. Wenn auf Blattquerschnitten anthocyanhaltige Zellen unmittelbar neben anthocyanfreien Schichten liegen, obwohl vielleicht gerade in letzteren ein besonderer Zuckerreichtum vorausgesetzt werden darf — die Blätter vieler Pflanzen haben anthocyanreiche Epidermen und anthocyanfreies Mesophyll, — oder wenn die assimilierenden Blätter mancher Pflanzen kaum zur Anthocyanbildung kommen, während in den nicht assimilierenden Blütenkronen sehr reichlich Anthocyan gebildet wird, so werden wir annehmen müssen, daß entweder (Fähigkeit zur Anthocyanbildung stets vorausgesetzt) die Zellen verschiedenartiger Gewebe entsprechend der verschiedenartigen Veranlagung ihres Plasmas durch ganz ungleich hohe Zuckerkonzentration zur Pigmentbildung angeregt werden, — oder daß letztere in bestimmten Zellen und Geweben durch die gleichzeitige Gegenwart anderer Stoffe unmöglich gemacht bzw. in den Zellen der anderen Art erst durch die Gegenwart bestimmter Stoffe angeregt und befördert wird. Die Entfärbung junger roter Pflanzenteile beim normalen Fortgang ihrer Entwicklung läßt an anthocyanzerstörende Stoffe denken. Daß man experimentell durch chemische Mittel die Anthocyanbildung ausschalten kann, zeigte O. Richter⁴⁾, der Blüten und andere Pflanzenorgane unter dem Ein-

¹⁾ Zweige, die im Dunkeln nur geringe Anthocyanmengen produzieren, werden bei nachfolgender Belichtung tiefer rot. Sehr merkwürdig ist, daß nach vorangegangenen Etiolement bei zahlreichen Pflanzen (*Polygonum*, *Aster* u. a. m.) die Rötung intensiver wird, als bei denjenigen Zweigen, die von vornherein am Licht sich entwickelt hatten (Kühlhorn a. a. O.).

²⁾ Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen, Leipzig-Berlin (B. G. Teubner) 1908, p. 129, 130.

³⁾ Vgl. Pathol. Pflanzenanatomie, 1903, p. 39.

⁴⁾ Über Anthocyanbildung in ihrer Abhängigkeit von äußeren Faktoren (Medizin. Klinik, 1907, No. 34). Auch die Düfte fremder Blumen hemmen die Anthocyan-

fluß anästhetischer Mittel sich entfalten ließ. Merkwürdige Fälle von Anthocyanbildung schildert Molisch¹⁾: *Perilla nankinensis* und *Iresine Lindeni* färben sich bei Kultur in N-freier Lösung stärker als in N-haltiger, und Wurzeln von *Zea Mays* in destilliertem Wasser kräftiger als bei Kultur in (salzhaltigem) Brunnenwasser.

Vom Kern ist die Bildung von Anthocyan, wie Katič (a. a. O.) an *Hydrilla* zeigte, insofern unabhängig, als auch in kernlosen Plasmaballen der Farbstoff unter sonst günstigen Bedingungen sich bildet.

V. Zerfall von Zellengruppen.

Der Zerfall von Zellfäden in ihre einzelnen Elemente bedeutet für viele Organismen (Nostocaceen, Oidienfäden vieler Pilze u. a. m.)

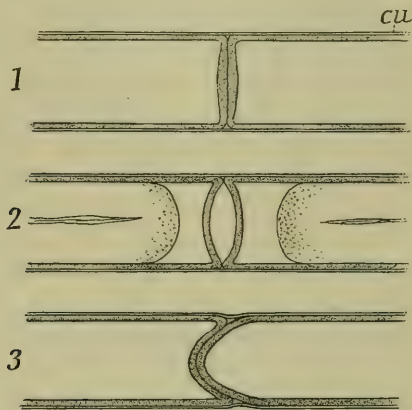


Fig. 13. Schema des Fadenzerfalls bei *Mougeotia*. 1 Normaler Kontakt der Zellen, 2 nach Plasmolyse, 3 unmittelbar vor dem Zersprengen (nach Benecke).

eine Phase ihres typischen Entwicklungsganges. Die Mechanik des Vorganges ist namentlich von Benecke²⁾ an fadenbildenden Konjugaten eingehend studiert worden. Benachbarte Zellen liegen mit

bildung, wie Richter zeigt. Molisch, dessen Ansicht Richter citiert, hat die Vermutung geäußert, daß die Narkotika den O-Verbrauch der Versuchspflanzen erhöhen, daher Sauerstoffmangel eintreten lassen, und daß durch diesen die Anthocyanbildung unterdrückt wird.

¹⁾ Blattgrün und Blumenblau (Schriften des Vereins z. Verbreitung naturwiss. Kenntnis, Wien 1889—1890, Bd. XXX).

²⁾ Mechanismus und Biologie des Zerfalls der Konjugatenfäden in die einzelnen Zellen (Jahrb. f. wiss. Bot., 1898, Bd. XXXII, p. 453).

ihren Querwänden frei nebeneinander und werden nur durch das sie gemeinsam überziehende cuticulaähnliche Häutchen (Fig. 13 cu) zusammengehalten: das zeigt sich deutlich nach Plasmolyse (Fig. 13, 2). Reißt die Cuticula, so brechen die Zellen voneinander ab, der Faden zerfällt. Sowohl gleichmäßige Steigerung des Turgors in allen Zellen des Fadens kann die Sprengung der Cuticula herbeiführen, als auch der Rückgang des Turgors in einzelnen Zellen, der die benachbarten lebendigen Elemente sich dann vorwölben läßt (vgl. Fig. 13, 3), wobei ebenfalls die Cuticula zerrissen werden kann.

Bei *Hormidium nitens* tritt nach Klebs¹⁾ Spaltung und Zerfall der Fäden ein bei Mangel an Nährsalzen wie bei Mangel an Feuchtigkeit. Tobler²⁾ sah *Dasys elegans* bei künstlicher Kultur zerfallen, ohne die Bedingungen des Zerfalls näher präzisieren zu können.

Daß auch bei höheren Pflanzen und in Gewebskörpern der steigende Turgordruck einen Zerfall der letzteren herbeiführen kann, hat jüngst O. Richter³⁾ durch seine Beobachtungen an Kartoffelknollen gezeigt. In Kampferatmosphäre gehen die lebenden Zellen der Knolle in einer 3–5 mm breiten Zone vom Rande her völlig aus ihrem Verbande.

Ein Zerfall, der sich hinsichtlich seiner Ätiologie mit dem von Herbst in calciumfreien Lösungen beobachteten Auseinandergehen von Furchungszellen vergleichen ließe, ist an botanischen Objekten bisher nicht beobachtet worden.⁴⁾

VI. Bildung und Differenzierung der Gewebe.

Eine der schwierigsten Aufgaben der entwicklungsmechanischen Pflanzenanatomie ist, die Faktoren zu ermitteln, welche beim typischen oder atypischen Verlauf der Entwicklung einer Pflanze den an den Vegetationspunkten entstehenden undifferenzierten Geweben ihre mannigfaltige Differenzierung geben.

Die histologische Ausgestaltung einer Wurzel oder eines Sprosses werden wir von dem Auftreten der ersten Differenzierungen an als die Summe zahlreicher Einzeleffekte uns vorstellen können,

¹⁾ Über die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896, p. 331.

²⁾ Zerfall und Reproduktionsvermögen des Thallus einer Rhodamelacee (Ber. d. D. Bot. Ges., 1902, Bd. XX, p. 351).

³⁾ Über Turgorsteigerung in der Atmosphäre von Narkotika. (Lotos, 1908, Bd. LVI, H. 3.)

⁴⁾ C. Herbst, Über das Auseinandergehen von Furchungs- und Gewebszellen in kalkfreiem Medium (Arch. f. Entwicklungsmechanik, 1900, Bd. IX).

deren Analyse Aufgabe der entwicklungsmechanischen Anatomie ist: nachdem wir früher Wachstum, Kernteilung und Septierung einer Zelle als ihre Reaktionen auf bestimmte Bedingungskomplexe darstellen konnten, werden wir auch in der Bildung von Gefäßen, Siebröhren, Haaren, Spaltöffnungen usw. die Wirkung bestimmter Bedingungskomplexe sehen dürfen, mögen nun diese innerhalb des sich differenzierenden Systems unabhängig von äußeren Faktoren durch die Lebenstätigkeit der Zellen selbst zustande und lokal zur Wirkung kommen, oder von außen auf das Zellsystem wirken. Welcher Anteil bei der Gewebsausbildung der „Selbstdifferenzierung“ (Roux¹⁾) zukommen mag, läßt sich zurzeit nicht annähernd abschätzen.

Wie bei der Erforschung zoologischer Objekte, wird auch bei unseren die ausschließliche Betrachtung der typischen Entwicklung eines Organismus oder eines Organs keine sicheren kausalen Schlüsse liefern können, es bedarf dazu des planmäßig angestellten Experimentes; allerdings werden wir mit Roux auch für die Erforschung der botanischen Objekte zugeben müssen, daß auch deskriptiven Beobachtungen unter Umständen kein geringer heuristischer Wert für die kausale Erforschung der Anatomie zukommen kann.²⁾ Der Stand der Dinge ist zurzeit der, daß bei der Behandlung pflanzenanatomischer Fragen vor allem physiologische Interessen verfolgt zu werden pflegen, und nach den Anregungen, welche die Feststellung anatomischer Befunde auch nach der entwicklungsmechanischen Seite hin zu geben vermöchte, noch nicht viel gefragt worden ist. Das Experiment andererseits, das über die determinierenden Ursachen Auskunft geben soll, ist kaum hier und da den Fragen nach der Entwicklungsmechanik der Gewebsdifferenzierung dienstbar gemacht worden.

Die recht ansehnliche Zahl von Beiträgen zur experimentellen Pflanzenanatomie, welche in der Literatur bereits vorliegen, beschäftigen sich mit den Fragen nach der künstlichen Erzeugung und der entwicklungsmechanischen Erforschung atypischer Gewebe und haben, wie mir scheint, manche prinzipiell wichtige Vorfragen bereits erledigt. Vor allem haben uns viele jener Studien über die Mannigfaltigkeit der Entwicklungsmöglichkeiten aufgeklärt, welche den Zellen bestimmter, wohlcharakterisierter Gewebsformen innewohnen. Daß dem befruchteten Ei einer Pflanze die „Anlagen“ für alle Wachstums- und Gestaltungserscheinungen, die bei der Entwicklung der betreffenden Species wahrnehmbar werden können, innewohnen,

¹⁾ Vgl. namentlich W. Roux, „Einleitung“ zu den „Beiträgen zur Entwicklungsmechanik des Embryo“ (Zeitschr. f. Biol., 1885, p. XXI; auch Gesammelte Abhandl., Bd. II, p. 1, 15).

²⁾ Vgl. z. B. W. Roux, Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. Leipzig 1905, p. 104.

müssen wir voraussetzen, solange wir überhaupt von „Anlagen“ sprechen wollen. Es fragt sich nur: mit welchen Anlagen werden bei den Teilungen der Eizelle und überhaupt bei allen folgenden Zellteilungen des heranwachsenden Organismus die einzelnen Tochterzellen ausgestattet? Da das bei der normalen Ontogenie wie bei der atypischen Entwicklung wahrnehmbar werdende Schicksal benachbarter Zellen und Zellschichten ganz verschieden ausfällt, liegt es nahe, anzunehmen, daß nicht allen Zellen dieselben Anlagen inne- wohnen. Ich halte diese Folgerung nicht für zutreffend. Wenn sich zeigen läßt, daß Epidermiszellen nach wiederholter Teilung typische Grundgewebszellen aus sich hervorgehen lassen können¹⁾, daß Grundgewebszellen nach Teilung typische Epidermiszellen liefern²⁾, daß tracheale Elemente, Epidermiszellen und überhaupt alle Gewebeformen auch in den Teilungsderivaten von Markzellen³⁾ und typische Gefäße auch in den Wucherungen entstehen können, die von Phloem sich ableiten⁴⁾ u. dgl. m., so werden wir folgern dürfen, daß jenen Elementen, die bei der normalen Ontogenie, dem Zwang vieler äußerer und innerer Faktoren folgend, etwa nur von ihrer Fähigkeit, zu Epidermiszellen sich auszubilden, Gebrauch machen konnten, auch andere Anlagen inne wohnen, die nach entsprechender Veränderung der auf die Zellen wirkenden Existenzbedingungen sich in neuen Gestaltungs- und Differenzierungsprozessen bekundet hätten oder noch bekunden können. Nicht nur die Zellen des Urmeristems oder anderer Meristeme, sondern alle Zellen eines Pflanzenkörpers überhaupt dürfen hiernach als äquipotentiell bezeichnet werden.⁵⁾ Allerdings — eine

¹⁾ Vgl. Hansen, Vergleich. Untersuch. über Adventivbildungen (Abhandl. der Senckenberg. Naturforsch. Ges., 1881, Bd. XII).

²⁾ Vgl. z. B. Küster, Pathol. Pflanzenanatomie, 1903, p. 218. — [Ein sehr interessantes Beispiel dafür, daß Grundgewebszellen nach Verwundung echte Epidermis regenerieren können, teilt neuerdings Vöchting mit (Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie der Gewächse, Tübingen 1908, p. 73 ff.): junge Organe des Kohlrabi mit starkem Flächen-, besonders Längenwachstum (Stengel, Blatteile) können ihre Epidermis regenerieren.]

³⁾ Vgl. S. Simon, Experimentelle Untersuch. über die Differenzierungsvorgänge im Callusgewebe von Holzgewächsen (Jahrb. f. wiss. Bot., 1908, Bd. XLV, p. 351).

⁴⁾ Vgl. z. B. Küster, 1903, a. a. O. p. 165.

⁵⁾ Vgl. hierzu z. B. H. Vöchting, Über die Regeneration der Marchantien (Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. XVI, p. 382: „Hier läßt sich nahezu streng und vollständig der Beweis führen, daß auch in jeder einzelnen vegetativen Zelle potentiell der ganze Organismus enthalten ist; ja es dürfte nicht unmöglich sein, die Wahrheit dieses Satzes an unserer Pflanze unter geeigneten Bedingungen experimentell direkt zu beweisen“), Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. II, 1905, p. 163 ff., K. Göbel, Regeneration im Pflanzenreich (Biolog. Centralbl., 1902, Bd. XXII, p. 385), Allgemeine Regenerationsprobleme (Flora, 1905, Bd. XCV, p. 384), Vöchting, Über die Regeneration der Araucaria excelsa (Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, Bd. XL, p. 144). Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie der Pflanzenkörper, Tübingen 1908, Küster 1903 a. a. O.

„Metaplasie“ tritt im allgemeinen nicht ein¹⁾, denn die betreffenden Epidermiszellen usw. selbst nehmen nicht oder nur selten den neuen Zellencharakter an, sondern ihre — nach mehr oder minder zahlreichen Teilungen entstehenden — Ururenkelzellen tun es.²⁾ Wenn wir aber bei diesen gewisse Anlagen, um bei diesem Bilde zu bleiben, nachweisbar werden sehen, werden wir folgern dürfen, daß auch den Mutterzellen eben jene Anlagen nicht fehlten. Wir haben hiernach keinen Grund, eine „Spezifität“ der Pflanzengewebe anzunehmen.³⁾

Halten wir daran fest, daß alle Zellen dieselben Anlagen in sich enthalten, so erhebt sich die Frage, warum gleichveranlagte Zellen sich bei der Ontogenie einer Pflanze oder eines Pflanzenorgans so ungleich verhalten; wir werden zunächst die ungleichen Bedingungen, unter welchen die verschiedenen Zellen leben, dafür verantwortlich machen müssen: Zellen, welche an der Oberfläche eines Organs liegen, stehen unter anderen Entwicklungsbedingungen als diejenigen, welche auf allen Seiten von anderen Zellen umgeben sind, Zellen, welche nur durch eine Zellschicht von der Oberfläche getrennt sind, unter anderen Bedingungen als die Zellen tiefer liegender Schichten. Auf die Bedeutung der Lage der Zellen für ihr weiteres Entwicklungsschicksal hat Roux⁴⁾ schon vor vielen Jahren hingewiesen; es besteht kein Zweifel, daß eben dieses Prinzip der Abhängigkeit der Differenzierung von der Lage der Zellen für die entwicklungsmecha-

¹⁾ Über diesen Begriff Küster, a. a. O. p. 55, sowie Vergleich. Betrachtungen über die abnormalen Gewebe der Tiere und Pflanzen (Münch. Medizin. Wochenschr., 1904, No. 46).

²⁾ Es handelt sich hier nicht um ein Gesetz, sondern nur um eine Regel; die nähere Erforschung der Ausnahmen böte gewiß viel Interessantes. Es wäre zu prüfen, ob Gewebsundifferenzierungen, die nach dem jetzigen Stand der Beobachtungen erst nach einer bestimmten Zahl von Teilungen eintreten, unter bestimmten äußeren Bedingungen nach Art der echten Metaplasie ohne vorangegangene Zellenteilung eintreten können. — Als Ausnahmen wären z. B. die Parenchymzellen gewisser Orchideenblätter zu nennen, welche nach Verwundung des betreffenden Organs stark heranwachsen und tracheidalen Charakter annehmen. Daß zuweilen nur wenige Zellteilungen dem Auftreten des neuen Gewebecharakters vorausgehen, zeigen z. B. manche von Simon beschriebenen Fälle (Experimentelle Untersuch. über die Entstehung von Gefäßverbindungen, Ber. d. D. Bot. Ges., 1908, Bd. XXVI, p. 364). Vgl. auch Vöchting, 1908, a. a. O.

³⁾ A. a. O., 1903, p. 299 habe ich mich vermutungsweise auch über die Spezifität der Tierzellen geäußert. Man vergleiche zu diesem Problem z. B. O. Hertwig, Allgemeine Biologie, Jena 1906, p. 427 ff., Korschelt, Regeneration und Transplantation, Jena 1907, p. 100, andererseits Eugen Schultze, Über umkehrbare Entwicklungsprozesse etc., Leipzig 1908, p. 37. 38, u. a. m. [Neuerdings hat auch Vöchting 1908, a. a. O., p. 98 ff. in demselben Sinne wie ich sich über die Spezifität der Tier- und Pflanzenzellen geäußert.]

⁴⁾ Über die Spezifikation der Furchungszellen und über die bei der Postgeneration und Regeneration anzunehmenden Vorgänge (Biolog. Centralbl., 1893, Bd. XIII; Gesammelte Abhandl., Bd. II, p. 872, 913).

nische Pflanzenanatomie von größter Bedeutung ist. So wird gewiß die Annahme gerechtfertigt erscheinen, daß bei der Ausbildung der obersten Schicht des Urmeristems bzw. seiner Teilungsderivate zur Epidermis die oberflächliche Lage dieser Zellschicht den ursächlich maßgebenden Faktor (der vielleicht durch bestimmte Oberflächenspannungsverhältnisse wirksam wird) abgibt; die unterschiedliche Ausbildung der Procambialstränge im Stengel der Monokotyledonen zu mechanischen oder zu Leitbündeln hängt ursächlich gewiß mit der Lage des betreffenden Stranges und mit seiner Entfernung von der Oberfläche des Achsenorgans zusammen. Sind erst einmal aus dem homogenen Urmeristem heterogene Gewebsschichten entstanden, so werden sie sich gegenseitig mechanisch ¹⁾ wie chemisch ²⁾ (durch ihre Stoffwechselprodukte) beeinflussen und die Ausbildung weiterer Mannigfaltigkeit bedingen.

Es sind neuerdings Bedenken darüber geäußert worden, ob die hier vertretene Auslösungstheorie annehmbar ist, da von den verschiedenartigen Reizen, den verschiedenartigen Lebensbedingungen, deren Wirkung auf gleichartig veranlagtes Zellenmaterial die tatsächliche Mannigfaltigkeit der Differenzierungsvorgänge uns allein erklären könnte, in so vielen Fällen nichts zu erkennen ist.³⁾ Ich glaube die Auslösungstheorie deswegen noch nicht preisgeben zu sollen und glaube, daß sie als Arbeitshypothese den Pflanzenanatomern noch nützlich werden kann. Bei vielen fadenförmigen Organismen findet Scheitelzellenwachstum statt; bei jeder Teilung zerlegt sich die Scheitelzelle in zwei ungleiche Tochterzellen, die eine der beiden hat Scheitelzellencharakter, die andere den eines „Segments“; die Teilung ist also ungleich, wenn auch nicht „erbungleich“, da beide Zellen dieselben Anlagen besitzen; die Tatsache, daß aus dem Segment autonom oder nach besonderen Eingriffen eine Scheitelzelle sich ableiten kann, beweist es uns. Derartig ungleiche Teilungen, die als solche ohne weiteres erkennbar sind, gehen meines Erachtens z. B. der Bildung der Spalt-

¹⁾ Vgl. z. B. Wiesner, Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz. Wien 1902, p. 245.

²⁾ Vgl. auch L. Errera, *Conflits de préséance et excitations inhibitoires chez les végétaux* (Bull. soc. roy. de Bot. Belgique, 1904, T. XLII), Wiesner, Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz, Wien 1892 (zitiert nach Jickeli a. a. O., p. 5). — Beispiele für die Wirkung der Gewebe aufeinander bei Wiesner, Anatomie und Physiologie der Pflanzen, 4. Aufl., Wien 1898, p. 131 ff. („Gegenseitige Anpassung der Gewebe“). — Daß sich die Organe der Tierkörper auf chemischem Wege gegenseitig beeinflussen, ist bekannt. Was die Histogenese des Pflanzenkörpers betrifft, so kann man die Bedeutung fremder chemischer Stoffe aus den Gallen (s. u.) erschließen; die Bedeutung der vom Pflanzenkörper (bei Nekrose) selbst produzierten wird bei Besprechung der Wundgewebe zu behandeln sein.

³⁾ C. Detto, Die Erklärbarkeit der Ontogenese durch materielle Anlagen. Ein kritischer Beitrag zur theoretischen Biologie (Biolog. Centralbl., 1907, Bd. XXVII, p. 81).

öffnungs- oder der Wurzelhaarmutterzellen u. v. a. voraus. Die Ungleichheit der beiden Tochterzellen bekundet sich nicht nur in ihrer verschiedenen Größe, sondern auch in ihrem mikroskopisch oft leicht wahrnehmbaren ungleichen Plasmareichtum u. a. Diese Unterschiede erklären es, daß die Schwesterzellen auf gleiche Reize verschieden reagieren, da selbst durch rein quantitative Unterschiede im Gehalt der Zellen an Cytoplasma oder anderen Inhaltsbestandteilen und durch Konzentrationsunterschiede irgendwelcher Art die Reaktionsfähigkeit der Zellen bestimmten chemischen oder physikalischen Agentien gegenüber sehr ungleich werden könnte.

Inwieweit nun die ungleichmäßige Verteilung des Inhalts in der sich teilenden Mutterzelle von äußeren Faktoren bestimmt oder über sie auf dem Wege der Selbstdifferenzierung entschieden wird, bleibt näher zu prüfen: Nach meiner Ansicht wird mindestens in vielen Fällen auch diese Differenzierung eine abhängige im Sinne Roux's sein.¹⁾

Die experimentell-anatomischen Studien und die Untersuchung an abnormalen Gewebeprodukten haben einige Vorfragen, deren Erledigung der entwicklungsmechanischen Erforschung der typischen Gewebsbildung und -differenzierung vorausgehen muß, klären helfen; weitaus das meiste bleibt aber noch zu tun. Vor allem aber haben sie uns mit Mitteln bekannt gemacht, atypische Gewebsbildungen willkürlich hervorzurufen und die Abhängigkeit dieser abnormalen Gewebsbildungsvorgänge von äußeren Faktoren einigermaßen erforscht.

Des weiteren haben uns die bisher vorliegenden Studien bereits darüber vollkommen aufgeklärt, daß die Reaktionen, mit welchen die pflanzlichen Organismen auf experimentelle Eingriffe antworten, keineswegs immer zweckmäßige Reaktionen sind.

Als eminent un Zweckmäßige Reaktion leuchtet die Bildung der Gallen ohne weiteres ein; beträchtliche Stoffmengen werden vom Wirtsorganismus für den Parasiten und dessen Ernährung verschleudert; das gilt für die komplizierten Gallen prinzipiell ebenso gut wie für die unscheinbaren. Der Entwicklung der gefährlichen *Plasmiodiophora* leisten die Zellen der Kohlrübe durch Teilung eben denselben Vorschub wie die Zellen der Leguminosenwurzeln es den ihnen wertvollen Knöllchenbakterien gegenüber tun. Un Zweckmäßig ist die Produktion der hyperhydrischen Gewebe, an welchen oft ganze Organe oder Pflanzenindividuen zugrunde gehen (Ödem der Johannisbeere); Haberlandt's Meinung, der in den intumeszenzen-ähnlichen Wucherungen auf den Blättern von *Conocephalus* ein besonders deutliches Beispiel

¹⁾ Auf diese und einige andere Fragen allgemeiner Natur gedenke ich demnächst an anderer Stelle eingehen zu können.

für das Vermögen des Organismus, zweckmäßig auch auf neuartige Eingriffe zu reagieren, sieht. können wir uns nicht anschließen (s. o.). Für unzweckmäßig dürfen wir die enormen Calluswucherungen an den Stecklingen mancher Holzgewächse erklären; viele weitere Reaktionen des Pflanzenkörpers, die nicht gerade als unzweckmäßig einleuchten, müssen wenigstens als gleichgültig oder nutzlos betrachtet werden. Was für die abnormalen Gewebe gilt, wird auch für die normalen zutreffend sein: unzweifelhaft produziert auch unter normalen Bedingungen der Organismus neben vielem Zweckmäßigem auch manches Unzweckmäßige oder Zwecklose. Sehr klar äußert sich in diesem Sinne z. B. Berthold¹⁾ über die Einzelheiten der Organisation der Pflanzen: jene sind „nicht auf Schritt und Tritt das Ergebnis zweckmäßiger Anpassungen, sondern sie sind das Produkt eines blindwirkenden Mechanismus, der zwar im ganzen zweckmäßig arbeitet, der aber im einzelnen auf Schritt und Tritt auch Unzweckmäßiges oder doch Nutzloses oder Gleichgültiges schafft“.

Die entwicklungsmechanische Anatomie hat nun die Aufgabe, die Gesetzmäßigkeiten, welche der blindwirkende Mechanismus der Pflanzen in seinen Reaktionen auf allerhand Eingriffe erkennen läßt, zu erforschen und die wirksamen Faktoren möglichst genau zu analysieren. Niemals kann eine Erscheinung als kausal erklärt betrachtet werden, wenn sie auf ein wirkliches (oder vermeintliches) Bedürfnis des Pflanzenorganismus zurückführbar erscheint.²⁾

Die physiologische und entwicklungsmechanische Anatomie der Pflanzen verfolgen nebeneinander und unabhängig voneinander verschiedene, in gleichem Maße wissenschaftlich berechnigte Ziele: wie ein und dieselbe Erscheinung im Sinne dieser beiden Forschungs-

¹⁾ Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation, II. Teil, 1. Hälfte, Leipzig 1904, p. 3. Vgl. ferner Küster 1903 a. a. O., p. 266 ff., K. Göbel, s. folgende Anm. Eugen Albrecht, Teleologie und Pathologie (Frankf. Zeitschr. f. Pathol., Bd. II, 1908, p. 1, 40 ff.) u. a.

²⁾ Ich verweise hierzu noch auf die Ausführungen Göbel's (Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen, Leipzig-Berlin 1908, p. 59) über gewisse Struktureigentümlichkeiten vieler Wasserpflanzen: „Wenn . . . die Schwimmblätter Spaltöffnungen nur einseitig tragen, so sehen wir darin keinen Ausdruck einer zielstrebigen Reaktion, sondern nur den der Tatsache, daß die beiden verschieden gebauten Blattflächen von äußeren Verhältnissen verschieden beeinflußt werden. Diese Beeinflussung kann eine zweckmäßig erscheinende sein, aber ist es nicht immer. An Keimpflanzen von *Ceratopteris*, welche submers gezogen waren, — Göbel verweist auf L. Kny, Die Entwicklung der *Parkeriaceen* (Nova acta k. Leopold. Carol. Akad., 1875, Bd. XXXVII, p. 46) —, die Spaltöffnungen an dem zweiten und den folgenden Blättern auf die Oberseite beschränkt, bei den an der Luft entwickelten waren auf beiden Seiten Spaltöffnungen vorhanden. Das Untergetauchtbleiben hatte also eine Veränderung der Zahl der Spaltöffnungen bedingt, wie in vielen anderen Fällen. Daß sie gerade die Unterseite betraf, ist aber keineswegs teleologisch verständlich, denn diese Blätter haben nicht die Eigenschaften von Schwimmblättern“.

richtungen behandelt werden kann, mögen z. B. die an kleistogamen Blüten angestellten Untersuchungen Göbel's erläutern.¹⁾ Wenn man Standpunkt und Anschauung derer teilt, welche keineswegs alle normal-anatomischen Befunde für den Ausdruck zweckmäßiger Anpassungen halten, wird man freilich für nicht wenige Erscheinungen eine finale Erklärung ablehnen müssen und für eben jene nur eine kausale als angebracht anerkennen. So hat nach meiner Auffassung Haberlandt in seiner klassischen Darstellung der „Physiologischen Pflanzenanatomie“ manche Erscheinung, für welche, da sie nutzlos oder gleichgültig für den Organismus ist, meines Erachtens nur eine kausale Erklärung gegeben werden soll, auch final zu erklären versucht.

* *

Wir werden vielleicht den vorliegenden Stoff zweckmäßig folgendermaßen in einer Reihe von Kapiteln unterbringen können.

I. Versuche, die Differenzierungsvorgänge der normalen Ontogenie kausal zu erklären. Die Darstellung der Ergebnisse, die hier zu verzeichnen sind, wird uns nicht lange aufhalten.

II. Die Erzeugung hypoplastischer Gewebe d. h. solcher, welche bei Hemmung der normalen Wachstums- und Differenzierungsvorgänge zustandekommen, indem die Entwicklung eines Organs oder Gewebes auf halbem Wege stehen bleibt.

III. Die Erzeugung verschiedener Gewebsneubildungen oder quantitative und qualitative Veränderung vorhandener Gewebe:

Hyperhydrische Gewebe, die sich an sehr vielen Pflanzen in verschiedener Form experimentell dadurch leicht hervorrufen lassen, daß man Wasserfülle und Turgordruck der Zellen und Gewebe auf abnorme Höhe bringt oder auf ihr erhält.

Wund- und Verwachsungsgewebe, die in großer Mannigfaltigkeit nach Verwundung von Pflanzenorganen bzw. nach Transplantation entstehen.

Aktivitätshyperplasien (und verwandte Erscheinungen), welche nach gesteigerter Inanspruchnahme bestimmter Gewebe gebildet werden; neben ihnen mögen auch die Beobachtungen über kamptotrophisches und geotrophisches Wachstum ihre Erwähnung finden.

Gallen, die Produkte zahlreicher tierischer und pflanzlicher Parasiten. Gallen künstlich zu erzeugen, ist zwar bisher nicht gelungen; da aber auch die Betrachtung der von der Natur gelieferten Gallenformen schon Beiträge zur Behandlung mancher entwicklungs-

¹⁾ K. Göbel, Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien (Biolog. Centralbl., 1904, Bd. XXIV, p. 673 ff.).

mechanischer Fragen zu geben verspricht, sollen sie in diesem Zusammenhang nicht unerwähnt bleiben.

Da ich hinsichtlich der histologischen Einzelheiten der pathologischen Gewebe auf meine pathologische Pflanzenanatomie verweisen darf, wird es genügen, wenn ich auf die histologischen Charaktere der Gewebe nur ausnahmsweise hier und da eingehe.

1. Erklärungsversuche für normale Differenzierungsvorgänge.

Vermutungen über die Kausalität normaler Differenzierungsprozesse sind wohl gelegentlich schon geäußert worden — z. B. von Bertrand¹⁾ über das Zustandekommen von Knollengewebe, das auf die zunehmende Konzentration der Nährstoffe zurückgeführt werden soll, von Winkler²⁾, der die Entstehung trachealer Elemente kausal zu erklären sucht u. a. m. Ausgedehnte Versuche, eine Frage der normalen Ontogenie auf experimentellem Wege zu lösen, sind eigentlich nur bei einem Problem gemacht worden und bei diesem ohne positives Resultat, nämlich bei der Frage nach dem Zustandekommen der Jahresringe und ihrer so häufigen Excentricität. Sachs³⁾ und de Vries⁴⁾ nahmen an, daß die Abnahme des radialen Durchmessers der Zellen des Herbstholzes eine Folge des zunehmenden Rindendruckes wären. Diese Vermutung trifft aber schon deswegen nicht das Richtige, weil, wie Krabbe⁵⁾ feststellte, der Rindendruck in Wirklichkeit gar keine Zunahme erfährt; überdies bedürfte es eines sehr hohen Druckes (10 bis 15 Atmosphären), um die Tätigkeit des Verdickungsringes zu verlangsamen. Ebenso unhaltbar oder schlecht gestützt sind einige andere Theorien: nach Hartig⁶⁾ und

¹⁾ Etudes sur la tubérisation (Rev. gén. de Bot., 1902, T. XIV, p. 5).

²⁾ Über die Umwandlung des Blattstiels zum Stengel (Jahrb. f. wiss. Bot., 1907, Bd. XLV, p. 1). — Über heterotopische Bildung blattrandartiger Strukturen vgl. E. Küster, Über zwei organoide Gallen, die Wiederholung blattrandartiger Strukturen auf Blattspreiten (Marcellia, 1906, Vol. V, p. 44). Über die Abhängigkeit der Wurzelhaarbildung von äußeren Faktoren vgl. z. B. Fr. Schwarz, Die Wurzelhaare der Pflanzen (Tübinger Untersuch., 1882, Bd. I, Heft 2, p. 135).

³⁾ Lehrb. der Botanik, 1. Aufl., 1868, p. 409, 4. Aufl., 1874, p. 784.

⁴⁾ Über den Einfluß des Druckes auf die Ausbildung des Herbstholzes (Flora, 1872, Bd. LV, p. 241), De l'influence de la pression du liber sur la structure des couches ligneuses annuelles (Arch. Neerland., 1876, T. XI). — Eine komplizierte Theorie hat neuerdings Fr. Schwarz aufgestellt; vgl. Physiologische Untersuch. über Dickenwachstum und Holzqualität von Pinus silvestris, Berlin 1899.

⁵⁾ Über die Beziehungen der Rindenspannung zur Bildung der Jahresringe und zur Ablenkung der Markstrahlen (Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin, 1882, Bd. LI, p. 1093); Über das Wachstum des Verdickungsringes und der jungen Holzzellen in seiner Abhängigkeit von Druckwirkungen (Abhandl. Akad. Wiss. Berlin, 1884).

⁶⁾ Untersuchungen aus dem forstbotan. Institut zu München, 1880, Bd. I, p. 148; Das Holz der Nadelbäume, 1885, p. 34, 103.

Wieler¹⁾ wird die Ausbildung von Frühlings- und Spätsommerholz durch veränderte Ernährung bedingt, Hartig hält das Spätholz, Wieler das Frühholz für das Produkt der besseren Ernährung. Russow²⁾ erklärte die Weitlumigkeit der Frühholzzellen durch die Annahme einer höheren Turgorspannung im Frühjahr; Wieler's plasmolytische Versuche (a. a. O.) zeigen aber, daß die Jungholzzellen bei Entstehung des Frühholzes denselben Druck haben wie zur Zeit der Spätholzbildung. Auch Lutz³⁾ will die Bildung des Frühholzes auf den hohen Wassergehalt der Rinde und der Jungholzregion im Frühjahr ursächlich zurückführen. Ungenügend gestützt ist schließlich auch die von Haberlandt⁴⁾, Strasburger⁵⁾, und Hartig⁶⁾ geäußerte Meinung, nach welcher die zunehmende und abnehmende Intensität des Transpirationsstroms die Ausbildung der verschiedenen Jahresringschichten bedingen helfe, und welcher sich neuerdings Winkler⁷⁾ insofern angeschlossen hat, als er einen gefäßbildenden Einfluß der Transpiration annimmt: Steigerung der Inanspruchnahme der vorhandenen Gefäße regt das Kambium zur Bildung neuer Gefäße an, vorausgesetzt, daß die Steigerung der Transpiration allmählich erfolgt. Die Gründe, welche die unterschiedliche Größenentwicklung der Früh- und Spätracheiden im Holz der Koniferen und vollends die oft weitgehenden qualitativen Unterschiede zwischen Früh- und Spätholz vieler Laubbäume bedingen, bleiben uns demnach noch dunkel. Mit Sicherheit können wir zurzeit nur annehmen, daß wenigstens bei vielen Bäumen⁸⁾ irgendwelche Beziehungen zwischen Laubentwicklung und Jahresringbildung bestehen⁹⁾; dafür spricht das Auftreten doppelter Jahresringe in den Jahren,

¹⁾ Beiträge zur Kenntnis der Jahresringbildung und des Dickenwachstums (Jahrb. f. wiss. Bot., 1887, Bd. XVIII, p. 129).

²⁾ Über die Entwicklung des Hoftüpfels (Sitzungsber. d. Dorpater naturforsch. Ges., 1881, p. 41).

³⁾ Beiträge zur Physiol. der Holzgewächse (Ber. d. D. Bot. Ges., 1895, Bd. XIII, p. 185; auch Fünfstück's Beitr. z. wiss. Bot., Bd. I, 1895, p. 80).

⁴⁾ Physiol. Pflanzenanatomie, 1. Aufl., 1884, p. 371; Über Jahresringbildung (Ber. d. D. Bot. Ges., 1895, Bd. XIII, p. 337).

⁵⁾ Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen, 1891, p. 949.

⁶⁾ Untersuch. über die Entstehung und die Eigenschaften des Eichenholzes (Forstl. Naturwiss. Zeitschr., 1894, Bd. III, p. 174); Holzuntersuchungen, Altes und Neues, Berlin 1901.

⁷⁾ Über die Umwandlung des Blattstiels zum Stengel (Jahrb. f. wiss. Bot., 1907, Bd. XLV, p. 1).

⁸⁾ Vgl. auch das unten p. 543 Gesagte.

⁹⁾ Jost, Über Dickenwachstum und Jahresringbildung (Botan. Zeitg., 1891, Bd. II, p. 485), Über Beziehungen zwischen der Blattentwicklung und der Gefäßbildung in der Pflanze (Botan. Zeitg., 1893, Bd. LI, p. 98).

deren Herbst abnormerweise eine zweite Laubentfaltung der Bäume bringt.¹⁾

Welche Faktoren das excentrische Dickenwachstum namentlich an den Seitenästen vieler Bäume bedingen, ist ebenfalls noch unklar. Mit Schimper sprechen wir von Hyponastie und Epinastie, mit Wiesner von Hypotrophie und Epitrophie, wenn die Oberseite der Seitenzweige (Laubbäume), bzw. die Unterseite (Koniferen) im Dickenwachstum gefördert erscheint.

Die Ursachen der excentrischen Gewebsproduktion können sehr verschieden sein. Autogene Ursachen sind bei dem Versuche Wiesner's wirksam²⁾, welcher Seitenzweige der Tannen rechtwinklig in die Höhe bog und sie auch in dieser Stellung excentrischen Dickenzuwachs annehmen sah, derart, daß die von der Mutterachse abgewandte morphologische Unterseite des Seitenastes stärker wuchs (Exotrophie). Massart³⁾ stellte fest, daß die Achsen von *Ficus repens* u. a. auf der beschatteten Seite sich stärker verdicken als auf der belichteten. Sehr lehrreich sind Kny's Beobachtungen über das Dickenwachstum der Wurzeln⁴⁾, nach welchen auch bei Laubbäumen, deren Äste deutlich excentrisch gebaute Holzkörper haben, die Wurzeln excentrisches Dickenwachstum annehmen können, wenn sie von Boden entblößt werden; Wurzeln, die allseits von Boden umgeben sind, zeigen konzentrische Struktur. Kny macht darauf aufmerksam, daß das einseitig geförderte Dickenwachstum bloßgelegter Wurzeln keine konstanten Beziehungen zur Lotlinie zeigt, und führt ihr excentrisches Wachstum ursächlich auf die Wirkung der Atmosphärrillen zurück. Daß Zug und Druck bei den Ästen und ihrem excentrischen Dickenwachstum eine Rolle spielen⁵⁾, und daß ferner die durch Bücher's⁶⁾ Untersuchungen, von welchen weiter unten die Rede sein wird, gewonnenen Gesichtspunkte und Ergebnisse auch die typische Epi- und Hyponastie der Äste erklären helfen, ist nicht zweifelhaft. — Wegen

¹⁾ Vgl. z. B. Kny, Die Verdoppelung der Jahresringe (Verhandl. Botan. Ver. Provinz Brandenburg, 1879). Jost a. a. O.

²⁾ Über das ungleichseitige Dickenwachstum des Holzkörpers infolge der Lage (Ber. d. D. Bot. Ges., 1892, Bd. X, p. 608).

³⁾ Sur l'irritabilité des plantes supérieures (Mém. cour. de l'Acad. roy. Belgique, 1902, p. 36).

⁴⁾ L. Kny, Über das Dickenwachstum des Holzkörpers in seiner Abhängigkeit von äußeren Einflüssen (Botan. Zeitg., 1877, p. 416; auch Berlin, Parey, 1877); L. Lämmermayr, Beiträge zur Kenntnis der Heterotrophie von Holz und Rinde (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl., 1901, Abt. 1, Bd. CX, p. 29); L. Kny, Über das Dickenwachstum des Holzkörpers der Wurzeln in seiner Beziehung zur Lotlinie (Ber. d. D. Bot. Ges., 1908, Bd. XXV, p. 19).

⁵⁾ Vgl. z. B. R. Hartig, Holzuntersuchungen, Altes und Neues, Berlin 1901, p. 46, 50; Fr. Schwarz, 1899, a. a. O. p. 162.

⁶⁾ Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion (Jahrb. f. wiss. Bot., 1906, Bd. XXVI, p. 258).

zahlreicher anderer Vermutungen, die über die Ursache des excentrischen Dickenwachstum geäußert worden sind, vergleiche man Ursprung.¹⁾

Daß denjenigen Faktoren, durch welche die Dorsiventralität eines Organs bestimmt wird, auf die Lage bestimmter Gewebe ausschlaggebenden Einfluß haben, ist klar; die Behandlung der einschlägigen Arbeiten glaube ich hier unterlassen zu dürfen.²⁾

2. Hypoplastische Gewebe.³⁾

Die Hemmung in der Entwicklung eines Gewebes kann sich auf die verschiedensten Vorgänge, deren Summe seine Ontogenie darstellt, beziehen: auf Zellenwachstum, Zellteilung und Gewebsdifferenzie-



Fig. 14. Beispiel hypoplastischer Gewebsbildung. Links Querschnitt durch einen normal entwickelten Thallus von *Lunularia* (nach Nestler, Natürl. Pflanzenfam., Bd. I, p. 17); rechts Querschnitt durch ein bei Lichtmangel erwachsenes Exemplar (nach Beauverie).⁴⁾

rung. Für uns kommt hier nur diejenige Hypoplasie in Betracht, die sich in einer Hemmung der Gewebsdifferenzierung ausspricht.

Alle hypoplastischen Gewebe sehen um so mehr einander ähnlich, je frühere ontogenetische Stadien der Gewebsdifferenzierung bei ihnen

¹⁾ Die Erklärungsversuche des excentrischen Dickenwachstums (Biolog. Centralbl., 1906, Bd. XXVI, p. 258).

²⁾ Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. II, p. 180.

³⁾ Küster, a. a. O., 1903, p. 21.

⁴⁾ Etude des modifications morphol. et anat. de thalles de *Marchantia* et de *Lunularia* obtenues expérimentalement (Soc. Linn. Lyon, 1898, T. XLIV, p. 57).

fixiert erscheinen; ist die Hemmung eine starke, so liegt z. B. statt eines reich differenzierten Grundgewebes schließlich ein homogenes oder nahezu homogenes Parenchym vor (vgl. Fig. 14).

Hypoplasien entstehen bei Unterernährung, gleichviel ob diese eine Folge von Lichtmangel oder allzu schwacher Transpiration ist oder durch nährstoffentziehende Parasiten zustandekommt. Es ergibt sich bei einer vergleichenden Betrachtung verschiedener hypoplastischer Gewebe, daß die Abhängigkeit der verschiedenen Gewebsformen von den Bedingungen, welche eine Hypoplasie bedingen, sehr ungleich ist: die Differenzierung des Mesophylls (in Palissaden- und Schwamm-parenchym) kann völlig aufgehoben sein, wenn die Anteile der Leitbündel noch in nahezu normaler Beschaffenheit nachweisbar sind.

Auch dann wenn die Bedingungen eine Differenzierung bestimmter Gewebe nicht mehr oder nur noch unvollkommen eintreten lassen, können für andere bei der Gewebsbildung beteiligte Prozesse die Bedingungen noch günstig liegen, ja es können sogar bestimmte Teilprozesse energischer sich abspielen als bei der normalen Ontogenie. Als Beispiel können manche einfache Phyto- oder Zooecidien dienen, bei welchen etwa statt der typischen Blattstruktur ein homogenes, aber aus abnorm großen Zellen gebildetes Parenchym gebildet wird (*Cecidomyia Crataegi*, mancherlei Pilzgallen usw.); das Streckungswachstum der Zellen ist bei ihnen also keineswegs gleichzeitig mit der Gewebsdifferenzierung unmöglich gemacht oder gehemmt worden.

Ebenso häufig ist der Fall, daß die Zellenteilungen unter Bedingungen, welche die Gewebsdifferenzierung völlig ausschalten oder nur schwach sich betätigen lassen, äußerst lebhaft ihren Fortgang nehmen; auch hier liefern uns viele Pilzgallen (*Exobasidium*-Galle, *Exoascus*-Gallen u. a.) und Milbengallen Beispiele; auch der nach Verwundung entstehenden Calluswucherungen wäre hier zu gedenken.

Auch die „Schattenblätter“, die für viele Bäume bekannt und seit Stahl oft untersucht worden sind, glaubte ich (a. a. O.) als Hypoplasien deuten zu müssen.¹⁾ Diese Auffassung bleibt von dem Nachweis ihrer besonderen „Zweckmäßigkeit“, wie Detto²⁾ richtig hervorgehoben hat, unberührt und kann durch jenen nicht widerlegt werden. Von den zahlreichen Arbeiten, die in den letzten Jahren Beiträge zur Kenntnis der Schattenblätter gebracht haben, beziehen sich die meisten auf deren Physiologie. Wir weisen hier nur auf Nordhausen's Mitteilung³⁾ hin. Nordhausen ließ Sonnen- und Schattenzweige von *Fagus* in Wasser stehen und brachte sie unter

¹⁾ Literatur habe ich 1903 a. a. O. p. 47 zusammengestellt.

²⁾ Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Deszendenzproblem, Jena 1904.

³⁾ Über Sonnen- und Schattenblätter (Ber. d. D. Bot. Ges., 1903, Bd. XXII, p. 30).

verschiedenen Beleuchtungsbedingungen zum Treiben; dabei zeigte sich, daß an den Schattenzweigen unabhängig von den Licht- und Feuchtigkeitsverhältnissen typische Schattenblätter und an den Sonnenzweigen typische Sonnenblätter entwickelt wurden; im großen und ganzen verhielten sich die Sonnen- und Schattenzweige wie selbstständige Varietäten. Ich habe bereits früher auf die Möglichkeit aufmerksam gemacht, daß bei den abgeschnittenen Sonnenzweigen die Ernährungsverhältnisse günstiger sind als bei den Schattenzweigen, da die ersteren einen wesentlich kräftigeren, mit Stärke erfüllten Markcylinder besitzen als die Schattenzweige.¹⁾

3. Hyperhydrische Gewebe.

Bringt man Zweigstücke oder Blätter geeigneter Pflanzenarten in einen mit Wasserdampf gesättigten Raum, so sieht man oft schon nach wenigen Tagen an den Lenticellen Gewebswucherungen in Form kleiner weißer Häufchen entstehen, während an den Blättern und jugendlichen Achsenteilen hier und da pustelartige Auftreibungen sichtbar werden; Bildungen der zweiten Art bezeichnen wir mit Sorauer als Intumeszenzen. Die umfangreichsten Gewebsbildungen dieser Art entstehen wohl an den Zweigen von *Ribes aureum* in Form mächtiger Rindenwucherungen, welche den Kork in langen Spalten aufreißen (vgl. Fig. 15).

Gewebebildungen dieser Art, deren Entstehung mit dem hohen Turgordruck und dem Wasserreichtum der Zellen ursächlich zusammenhängt, wollen wir als hyperhydrische bezeichnen.

Die hyperhydrischen Gewebe zeigen untereinander wenig Mannigfaltigkeit; das Verhalten der Zellen, die unter dem Einfluß erhöhter Turgorspannung ein kräftiges Streckungswachstum erfahren, ist allenthalben dasselbe und oben bereits ausführlich besprochen worden (vgl. p. 461).

Der Einfluß, den äußere Bedingungen — Licht, Sauerstoff — auf die Bildung hyperhydrischer Gewebe haben, ist wiederholt geprüft worden.

Licht ist für die Bildung von Lenticellenwucherungen und Intumeszenzen — allerdings nicht für alle Objekte — unentbehrlich. An Blättern von *Populus tremula*²⁾, *Eucalyptus globulus* und an den Fruchtschalen der Erbse³⁾ erzielte ich auch im Dunkeln zum Teil

¹⁾ Vgl. Jahresbericht über die Neuerungen und Leistungen auf dem Gebiet der Pflanzenkrankheiten, Bd. VI, p. 6.

²⁾ Über experimentell erzeugte Intumeszenzen (Ber. d. D. Bot. Ges., 1903, Bd. XXI, p. 452).

³⁾ Histologische und experimentelle Untersuchungen über Intumeszenzen (Flora, 1906, Bd. 96, p. 527).



Fig. 15. Beispiel hyperhydri-
scher Gewebsbildung:
An einem Steckling von *Ribes*
aureum hat sich eine kräftige
Gewebswucherung gebildet.

ansehnliche Intumeszenzen. Nach Elizabeth Dale¹⁾ ist bei anderen Objekten Licht unentbehrlich; *Hibiscus* bildet nach ihren Untersuchungen nur im weißen und roten Licht, nicht aber im blauen die Intumeszenzen. Der Meinung, welche Viala und Pacottet²⁾ äußerten, und nach welcher das Licht bei der Intumeszenzenbildung die Hauptrolle spiele (Beobachtungen an *Vitis*), werden wir keinesfalls zustimmen können. Sorauer³⁾, Atkinson⁴⁾ und Trotter⁵⁾ heben den fördernden Einfluß schwacher Belichtung hervor. Steiner⁶⁾, der besonders die Intumeszenzen von *Ruellia formosa* untersuchte, sah an dieser Pflanze Intumeszenzen auch im Dunkeln, aber nur in den ersten Tagen der Verdunkelung entstehen und „nur dann, wenn die betreffenden Pflanzen sich, solange sie noch belichtet waren, unter derartigen Verhältnissen befanden, daß in

¹⁾ Further experiments and histological investigations on intumescences with some observations on nuclear division in pathological tissues (Philosoph. Transact. Roy. Soc. Lond., 1906, Ser. B, Vol. CXCVIII, p. 221); Investigations on the abnormal outgrowths or intumescences on *Hibiscus vitifolius* Linn. (Philosoph. Transact. Roy. Soc. London, 1901, Ser. B, Vol. CXCIV, p. 163), Intumescences of *Hibiscus vitifolius* (Ann. of. Bot., 1899, Vol. XIII, p. 622), On certain outgrowths (intumescences) on the green parts of *Hibiscus vitifolius* (Proceed. Cambr. Philos. Soc., 1900, Vol. X, part IV, p. 192).

²⁾ Sur les verrues des feuilles de la vigne (Compt. Rend. Acad. Sc. Paris, 1904, T. CXXXVIII, p. 163).

³⁾ Vgl. z. B. Über Intumeszenzen (Ber. d. D. Bot. Ges., 1899, Bd. XVII, p. 456); viele frühere Arbeiten Sorauer's über denselben Gegenstand, die auch auf die Ätiologie der Gebilde eingehen, habe ich 1903, a. a. O. p. 83 zusammengestellt.

⁴⁾ Oedema of the tomato (Bull. Cornell Agric. Exper. Station, 1893, No. 53).

⁵⁾ Intumescenze fogliari di *Ipomoea Batatas* (Annali di Botanica, 1904, Vol. I, p. 362).

⁶⁾ Über Intumeszenzen bei *Ruellia formosa* Andrews und *Aphelandra Porteana* Morel (Ber. d. D. Bot. Ges., 1905, Bd. XXIII, p. 105).

Kürze das Erscheinen von Intumeszenzen zu erwarten gewesen wäre.“ Demselben Autor verdanken wir die interessante Beobachtung, daß *Ruellia*, die bei Erhöhung der Luftfeuchtigkeit leicht Intumeszenzen bildet, nach ungefähr sechswöchentlichem Aufenthalt in wasserdampfreicher Atmosphäre keine Wucherungen mehr produziert, „sie ist dann an diesen Feuchtigkeitsgrad gleichsam angepaßt. Diese entstehen erst wieder, wenn die Pflanze einige Zeit, ungefähr drei Wochen, in trockener Luft gehalten und dann wiederum in feuchtere Luft gebracht wird.“

Die Bedeutung des Sauerstoffs für die Intumeszenzenbildung spricht sich wohl darin aus, daß in Wasser untergetauchte Pflanzenteile im allgemeinen offenbar keine Intumeszenzen entwickeln (vgl. z. B. Steiner a. a. O.) können. Als Ausnahme beschrieb ich das Verhalten der Blätter von *Populus tremula*¹⁾, welche auf Wasser schwimmend auch auf der benetzten Seite Intumeszenzen bilden. Auch andere Formen der hyperhydrischen Gewebe entstehen nicht selten an submersen Pflanzenteilen, so z. B. die von Olufsen²⁾ beschriebenen umfänglichen Wucherungen an Kartoffelknollen, sowie Lenticellenwucherungen vieler Pflanzen. Eine Beeinflussung durch den Sauerstoff scheint darin sich auszusprechen, daß in der Nähe der Wasseroberfläche die in Wasser stehenden Zweige mancher Holzgewächse kräftigere Lenticellenwucherungen entstehen lassen als in tieferen Schichten des Wassers.

Wenn O. Richter³⁾ nach Behandlung mit Narkoticis Bildung hyperhydrischer Gewebe beobachten konnte, so liegt der Grund für ihre Entstehung gewiß in der durch Äther usw. gesteigerten Turgorspannung der Zellen.

Eine prinzipiell wichtige Frage hat kürzlich v. Schrenk⁴⁾ angeschnitten; nach seinen Mitteilungen bilden Kohlblätter unter dem Einfluß chemischer Reizmittel — Besprühen der Blätter mit Kupfersalzlösungen — Intumeszenzen aus. Nach meiner Ansicht⁵⁾ handelt es sich bei den von v. Schrenk beobachteten Wucherungen um Neubildungen, die ätiologisch eher mit Callusgeweben verglichen werden könnten: ich nehme an, daß durch die Besprühung mit Kupferlösungen unter jedem aufs Blatt fallenden Tröpfchen ein Teil des

¹⁾ Über experimentell erzeugte Intumeszenzen (Ber. d. D. Bot. Ges., 1903, Bd. XXI, p. 452).

²⁾ Untersuchungen über Wundperidermbildung an Kartoffelknollen (Beihefte z. Botan. Centralbl., 1903, Bd. XV, p. 269).

³⁾ Über Turgorsteigerung in der Atmosphäre von Narkotika (Lotos, 1908, Bd. LVI, H. 3).

⁴⁾ Intumescences formed as a result of chemical stimulation (Missouri Bot. Garden, 1905, p. 125).

⁵⁾ Histolog. u. experimentelle Untersuchungen über Intumeszenzen (Flora, 1906, Bd. XCVI, p. 527).

Blattgewebes abstirbt, und an jeder dieser kleinen Wunde ein Häufchen Callusgewebe produziert wird. Zu dieser Meinung führt mich die Beobachtung, daß kleinste lokale Wunden, wie sie durch Beklopfen eines Kohlblattes mit einer Bürste erzielt werden, lauter kleine intumescenzenähnliche Calluswucherungen erzeugen. Daß lokale Vergiftung des Blattgewebes zu lokaler Gewebsbildung führen kann, hat übrigens Haberlandt vor längerer Zeit durch seine Versuche an *Conocephalus oratus* dargetan¹⁾: wurden durch Sublimatbepinselung die Hydathoden abgetötet, so entstanden an den durch die Vergiftung verletzten Stellen büschelige Wucherungen. Daß ich Haberlandt's Deutung dieser sog. Ersatzhydathoden nicht beipflichten kann, habe ich a. a. O. (1903) zum Ausdruck gebracht.

4. Wundgewebe und Verwachsungsgewebe.

Auf Verwundung reagieren die meisten Pflanzenorgane mit Bildung irgendeines Wundgewebes; entweder es entsteht an der Wundfläche ein Callus oder eine Wundkorkschicht; selbst in ansehnlicher Entfernung von der Wundfläche wird das Kambium zur Produktion von Wundholz angeregt; schließlich dürfen wir auch noch die Thyllen, welche nach Verwundung die Gefäße vielfach erfüllen, zu den Wundgeweben rechnen.

a) Callus- und Wundholzbildung.

Callusgewebe (vgl. Fig. 16) kommt insbesondere an verwundeten Holzgewächsen zur Entwicklung; Kambium, Mark und sekundäre Rinde beteiligen sich in der Hauptsache an seiner Bildung. Stecklinge von Pappeln und anderen Laubbäumen haben bei den Untersuchungen, von welchen im folgenden die Rede sein wird, vorzugsweise als Material gedient.

Die Bedingungen, welche nach Verwundung eines Pflanzenteils eintreten pflegen und in ihrer Gesamtheit den bisher kaum näher analysierten „Wundreiz“ ausmachen²⁾, regen das Kambium zu lebhafter Zellteilung an, bei der seine langgestreckten Zellen durch Querwände sich mehrfach septieren (s. o. p. 483). Die Differenzierung bleibt bei den zahlreichen Teilungsprodukten aber aus, so daß der Callus, der die Wundfläche überwuchert, zunächst eine undifferenzierte Masse homogenen Parenchyms darstellt. Der „Wundreiz“ wirkt aber nicht

¹⁾ Über experimentelle Hervorrufung eines neuen Organs bei *Conocephalus oratus* Tréc. (Festschrift für Schwendener, 1899, p. 104).

²⁾ Vgl. hierzu H. Winkler, Bot. Untersuch. aus Buitenzorg 3 (Ann. Jardin de Buitenzorg, 1905, 2. sér., vol. V, p. 19).

nur in unmittelbarer Nähe der Wundfläche, sondern auch noch in ansehnlichem, nicht selten mehrere cm betragendem Abstand von ihr; je weiter der Abstand um so geringer wird die Produktion neuer Zellen, und um so besser nehmen die typischen Differenzierungsvorgänge ihren Fortgang. Schon in geringem Abstand von der Wundfläche sehen wir aus den sich teilenden Kambiumzellen nicht ein undifferenziertes Gewebe, sondern Xylem und Phloem hervorgehen, das allerdings mehr oder minder durch seine kürzeren, parenchymähnlichen Zellen und andere Charaktere von dem normalen sich unterscheidet; das abnormale Holz nennt man Wundholz.¹⁾



Fig. 16. Beispiel für Callusbildung. Apikale Calli von *Populus nigra* nach vierwöchentlicher Kultur bei 85—90 Proz. Luftfeuchtigkeit; natürliche Größe (nach Simon).

Der Differenzierungsmangel des Callusgewebes ist kein dauernder; in späteren Phasen seiner Entwicklung werden vor allem Leitbündel und Wundholzschichten in ihm sichtbar. Es bestand die Hoffnung, bei diesen umfänglichen undifferenzierten Gewebsmassen, die durch ihre Lage experimentellen Eingriffen gut zugänglich sind, die Bedingungen für die Ausbildung bestimmter Gewebsformen näher analysieren zu können. Diese Hoffnungen haben sich bisher nur in sehr bescheidenem Maße verwirklichen lassen; auch die neuen eingehenden Untersuchungen Simon's²⁾, dessen Darlegungen ich mich im folgen-

¹⁾ Die von mir (Über Stammverwachsungen, Jahrb. wiss. Bot., 1899, Bd. XXXIII, p. 487) beschriebenen lokalen Parenchymholzbildungen möchte ich jetzt lieber auf den Wundreiz als auf den mechanischen Druck zurückführen. In demselben Sinne sind meines Erachtens auch die von H. v. Schrenk (Constriction of twigs by the bag worm and incident evidence of growth pressure, Report Missouri Botan. Garden, 1906, p. 153) geäußerten Vermutungen zu korrigieren.

²⁾ Experimentelle Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge im Callusgewebe von Holzgewächsen (Jahrb. f. wiss. Bot., 1908, Bd. XLV, p. 351).

den vielfach anschließen werde, haben nur wenig Beiträge zu der Frage gebracht.

Von großer Bedeutung für die quantitative und qualitative Ausbildung des Callusgewebes ist der Grad der Feuchtigkeit in der umgebenden Atmosphäre. Erhöhter Wasserdampfgehalt der Luft fördert die Produktion von Callusgewebe; Übertragen der Objekte aus feuchter Luft in trockenere fördert die Sklereidenbildung im Callus. Bei Berührung mit Wasser fällt die Callusbildung sehr spärlich aus, wofür ich den Mangel an Transpiration und das Fehlen des Sauerstoffs verantwortlich machen möchte. Daß der zweite Punkt belanglos ist, glaube ich nicht, da es mir gelang, an Pappelstecklingen auch unter Wasser ansehnliche Calluswucherungen zu erzeugen, wenn an der Wundfläche ein Luftblasenstrom vorbeigeleitet wurde.

Licht hemmt die Callusproduktion, wie Simon zeigte, auch unabhängig vom Feuchtigkeitsgehalt der Luft, der in Dunkelkulturen höher zu steigen pfl egt als in Lichtkulturen.

Die Polarität callusproduzierender Zweige spricht sich darin aus, daß am apikalen und basalen Ende ungleich große Mengen von Callusgewebe entstehen: ringelt man einen Zweig, so entsteht am basalen Ende über der Ringelungsstelle ein erheblich stärkerer Calluswulst als am apikalen unter ihr. Wie Simon an Stecklingen von *Populus* zeigte, bestehen auch histologische Unterschiede. Am Klinostaten bei allseitig senkrecht zur Stecklingsachse wirkender Schwerkraft (Simon) sowie an Stecklingen, welche in horizontaler Lage auf feuchtem Sand liegen, zeigt sich der Unterschied zwischen apikalem und basalem Stecklingsende besonders deutlich: der basale Callus ist erheblich stärker als der apikale. Meine an horizontal liegenden Organen gesammelten Beobachtungen (Blattstiele von *Populus* und besonders Achsenstücke von *Alnus*) stimmen hierin mit den von Simon mitgeteilten überein. *Alnus*-Stecklinge zeigen von allen mir näher bekannten Objekten die Polarität am deutlichsten. Bei Simon finden sich viele eingehende Mitteilungen über den Einfluß der Kulturbedingungen auf die in der Callusbildung sich bekundende Polarität.

b) Verwachsung.

Eine wichtige Eigenschaft des Callusgewebes besteht darin, daß es mit anderem Callusgewebe leicht verwächst¹⁾: die Heilung von Wunden am Pflanzenkörper, soweit sie durch Verwachsung getrennter Teile zustande kommt, wird eingeleitet und vermittelt durch die

¹⁾ Die Fähigkeit zu leichter Verwachsung kommt auch vielfach dem Gewebe der Gallen zu, das mit dem Callusgewebe überhaupt in mehr als einem Punkte übereinstimmt (vgl. Küster, Cecidiologische Notizen II, Flora, 1903, Bd. 92, p. 380).

Bildung von Callusgewebe. Simon stellte fest, daß basale und apikale Calluswülste von *Populus*-Stecklingen leicht miteinander verwachsen und durch Leitbündel, welche durch die Verwachungsstelle gehen, sich miteinander verbinden; werden aber Callusgewebe gleichnamiger Pole aneinander gebracht, so erfolgt nur eine oberflächliche Verwachsung, die sich leicht wieder löst, oder sie bleibt ganz aus; Leitbündel werden in diesem Falle nicht gebildet.¹⁾ Die Bedeutung der Polarität bei den Vorgängen der Verwachsung hat Vöchting in seinem Werke über Transplantationen²⁾ ausführlich behandelt. Diejenigen Ergebnisse Vöchting's, auf die wir besonders eingehen wollen, wurden an Runkelrüben gewonnen, aus deren fleischigen Wurzeln würfelförmliche Stücke herausgeschnitten und teils in der normalen, teils in inverser Lage wieder an die Stelle, von welcher sie genommen worden waren, oder in eine entsprechende Lücke an einem anderen Wurzelindividuum eingesetzt wurden. Die Gewebe produzieren an den Schnittflächen mehr oder minder reichlichen Callus und verwachsen miteinander. Sehr merkwürdig ist das Verhalten der Leitbündel: Fig. 17 A stellt einen Teil des in normaler Lage eingefügten Wurzelstücks nebst seiner Umgebung dar; zahlreiche Gefäßbündel sind an der oberen Verwachungsfläche eingetreten, zahlreiche an der Unterfläche ausgetreten; außerdem findet sich eine geringe Anzahl von Leitbündeln an den radialen Längsflächen, während auf der Hinterfläche solche zu fehlen pflegen; bei Fig. 17 B sieht man, daß bei dem invers transplantierten Teil nur sehr wenige Bündel von oben her und weitaus die meisten von den radialen Längsseiten her eintreten, an welchen die Bündel teils von oben teils von unten einbiegen derart, daß jeder einen vollständigen Bogen bildet, „dessen einer Schenkel dem Mutterboden, der andere dem Einschluß angehört“. Vöchting erklärt diese Erscheinung durch die Annahme einer Polarität jeder einzelnen Zelle: das obere und untere Ende einer Zelle stellen ungleichnamige Pole, Wurzelpol und Sproßpol, dar. Treten nun bei der Transplantation gleichnamige Pole aneinander, so „stoßen sie sich ab“, ungleichnamige „ziehen sich an“. An der oberen Kontaktfläche in Fig. 17 B stoßen Wurzelpole an Wurzelpole, die sich nicht miteinander vereinigen können. Der bogige Verlauf der neugebildeten Leitbündel ermöglicht es ihren Elementen, seitlich den Anschluß an die Bündel des „Mutterbodens“ zu finden und an diese sich so anzulegen, wie es der Polarität der einzelnen Zellen entspricht. Fig. 17 C stellt zwei Gefäßreihen von *Cydonia japonica* dar, die ihre Wurzelpole einander zuwenden; die Verbindung zwischen beiden wird durch eine gekrümmte Zelle geschaffen.

¹⁾ Simon, a. a. O. p. 474.

²⁾ Über Transplantationen am Pflanzenkörper. Untersuchungen zur Physiologie und Pathologie, Tübingen 1892.

Vöchting's Untersuchungen zeigen, was für ein vortreffliches Hilfsmittel die Transplantation darstellt, um die Bedeutung der Lage einer Zelle¹⁾ für ihr Entwicklungsschicksal und den Einfluß ihrer Nachbarschaft auf sie zu erforschen (s. o. p. 519).²⁾

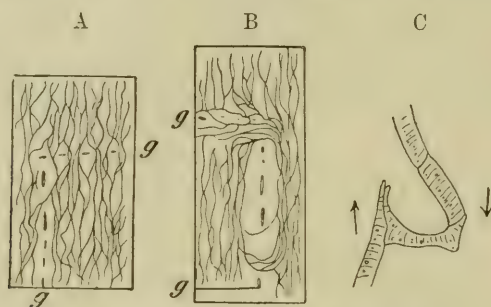


Fig. 17. A Verwachsung eines transplantierten Rübenstückes (g—g) bei normaler Einfügung; B dasselbe nach longitudinal verkehrter Einfügung; C zwei Gefäßreihen aus einer Pfropfung von *Cydonia japonica* (nach Vöchting, aus Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie).

c) Loi des surfaces libres.

Vielleicht dürfen wir passenderweise hier auf Bertrand's Loi des surfaces libres³⁾ hinweisen, nach welchem jede freie Oberfläche am Pflanzenkörper eine „zone génératrice“ (ein Xylem und Phloem erzeugendes Kambium oder ein Korkkambium) entwickeln kann. Vöchting⁴⁾ hat unabhängig von Bertrand auf Grund seiner Beobachtungen an der kambiumreichen Runkelrübe zwei Sätze ähnlichen Inhalts aufgestellt:

„Der Ort und die Bildung des Kambiums werden nicht durch den ganzen Körper als solchen, sondern durch örtliche Ursachen be-

¹⁾ Den Einfluß der Lage auf Wachstum und Ausgestaltung der Zellen demonstrieren uns recht klar z. B. die Erscheinungen durchwachsender Zoosporangien, Rhizoiden u. a. (L. Kny, Eigentüml. Durchwachsungen an den Wurzelhaaren zweier Marchantiaceen, Verhandl. Bot. Vereins Provinz Brandenburg, 1880, Bd. XXI, p. 2), vgl. auch oben p. 479, Anm. 2.

²⁾ Hinsichtlich der Frage nach den Pfropfbastarden, soweit es sich um das Auftreten besonderer histologischer Charaktere handelt, verweise ich auf Vöchting, Über Transplantationen am Pflanzenkörper, Tübingen 1892, p. 93, Lindemuth, Vegetative Bastarderzeugung durch Impfung (Landwirtsch. Jahrb., 1878, Bd. VII, p. 887), Küster, Pathol. Pflanzenanat., 1903, p. 59, C. Mikosch, Über den Einfluß des Reises auf die Unterlage (Wiesner-Festschrift, 1908, p. 280).

³⁾ Loi des surfaces libres (Compt. Rend. Acad. Sc. Paris, 1884, T. LXXXXVIII, p. 48).

⁴⁾ Über Transplantation am Pflanzenkörper (Nachrichten kgl. Ges. Wissensch. Göttingen, 1889, p. 402 und 1892, a. a. O. p. 148). [Vgl. auch H. Vöchting, Untersuchung zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. Tübingen 1908.]

dingt. Jede künstlich oder natürlich erzeugte Oberfläche zieht die Bildung von Kambium nach sich, und es läuft dieses im allgemeinen der Oberfläche parallel.“

„Die Tätigkeit des Kambiums fällt in die Richtung des Krümmungsradius, so zwar, daß auf der Seite der Oberfläche das Phloem, auf der entgegengesetzten das Xylem erzeugt wird.“

d) Thyllenbildung.

Die Thyllen, ebenfalls eine Gewebsform, die nach Verwundung zu entstehen pflegt, nehmen insofern eine besondere Stellung ein, als sie auch unabhängig von Verwundung und Wundreiz entstehen: ältere und selbst jüngere Gefäße schließen sich im Herbst mit Thyllen (Molisch¹⁾) und dem Blattfall geht an den Insertionsstellen der Stiele Thyllenbildung voraus (Tison²⁾). Mit Winkler³⁾ werden wir annehmen dürfen, daß in allen Fällen — am verwundeten wie am unverwundeten Pflanzenkörper — die nämlichen Faktoren die Thyllenbildung veranlassen. Vermutungen, welche die Ätiologie der Thyllenbildung klären sollten, sind z. B. von Unger und Böhm⁴⁾ ausgesprochen worden: beide fanden das wesentliche veranlassende Moment in der Erfüllung der Gefäße mit Luft. Winkler (a. a. O.) hat es durch einige Versuche wahrscheinlich gemacht, „daß die Thyllenbildung, die normale wie die traumatische, irgendwie in kausalem Zusammenhang mit dem Aufhören der Wasserleitung in den Gefäßen steht“ und hat weitere Versuche und Berichte hierüber in Aussicht gestellt.

e) Wundkorkbildung.

Neben der Callusbildung spielt noch die Bildung von Wundkork als Reaktion des lebenden Pflanzengewebes auf Verwundung eine große Rolle. Callusbildung tritt im allgemeinen vornehmlich an kambiumführenden Achsenteilen ein, nach Verwundung sekundärer Rindengewebe, des Kambiums selbst usw. (s. o.), während Wundkorkbildung an stoffreichen Grundgeweben, am Mesophyll, am Grundgewebe

¹⁾ Zur Kenntnis der Thyllen, nebst Beobachtungen über Wundheilung in der Pflanze (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, 1888, Math.-Naturw. Kl., Bd. 97, Abt. 1, p. 264).

²⁾ Recherches sur la chute des feuilles chez les Dicotylédones. Thèse, Caen 1900.

³⁾ Botanische Untersuchungen aus Buitenzorg; 3. Über einen neuen Thyllentypus nebst Bemerkungen über die Ursachen der Thyllenbildung (Ann. Jardin de Buitenzorg, 1905, 2 sér., Vol. V, p. 19). Dasselbst auch neue Mitteilungen deskriptiv-pathologischen Inhalts.

⁴⁾ F. Unger, Über die Ausfüllung alternder und verletzter Spiralgefäße durch Zellgewebe (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, 1867, Bd. 56, Abt. 1, p. 751), J. Böhm, Über die Funktion der vegetabil. Gefäße (Botan. Zeitg., 1879, Bd. XXXVII, p. 225).

der Succulenten, vor allem an den Knollen der Kartoffel usw. sich leicht beobachten läßt. Hieraus soll aber nicht gefolgert werden, daß Organe und Gewebe der einen Art nur zur Callusbildung befähigt wären, die anderen nur Wundkork produzieren könnten; vielmehr läßt sich zeigen, daß an dem nämlichen Objekt je nach den wirksamen äußeren Bedingungen Callus oder Wundkork entstehen kann. Welche Bedingungen rufen die eine und die andere Gewebsform hervor? Die Frage läßt sich noch nicht erschöpfend beantworten; immerhin gestatten mancherlei Versuche, den Einfluß bestimmter äußerer Faktoren abzuschätzen.

Die Unerläßlichkeit des Sauerstoffs für die Wundkorkbildung¹⁾ erledigen wir schnell, da diese hierin die gleiche Voraussetzung hat wie andere Gewebsbildungsvorgänge: auch für die Callusbildung, für die Bildung hyperhydrischer Gewebe usw. ist mehr oder minder reichliche Zufuhr von Sauerstoff nötig.

Eine besondere Rolle scheint die Transpiration zu spielen: an stark transpirierenden Wundflächen wird durch den Wundreiz Korkbildung, an schwach transpirierenden Callusbildung hervorgerufen.²⁾ Hierauf dürfte es zurückzuführen sein, wenn bei Überrieselung mit Wasser die Korkbildung schwächer ausfällt als bei trockenliegenden Kartoffelstücken (Olufsen³⁾), und wenn andererseits in sehr feuchten kleinen Räumen verletzter Gewebe der Kartoffelknollen anstatt Wundkork Callusproliferationen entstehen. Fig. 18 veranschaulicht nach Olufsen⁴⁾ eine Kombination von Wundkork mit Callus. — Zu starke Transpiration hindert sowohl die Wundkork- wie die Callusbildung.⁵⁾

¹⁾ Vgl. L. Olufsen, Untersuchungen über Wundperidermbildung an Kartoffelknollen (Beih. z. Botan. Centralbl., Orig., 1903, Bd. XV, p. 269).

²⁾ Über die Bedeutung der Transpiration vgl. H. Tittmann, Beobachtungen über die Bildung und Regeneration des Periderms einiger Gewächse (Jahrb. f. wiss. Bot., 1896, Bd. XXX, p. 116, Massart: La cicatrisation chez les végétaux (Mém. cour etc., Acad. Belgique, 1898, T. LVII) und Küster: Pathol. Pflanzenanatomie, 1903, p. 185; Olufsen (a. a. O.), der sich p. 297 energisch gegen die Bedeutung der Transpiration ausspricht, läßt p. 276 die Möglichkeit zu, daß die nach Bloßlegen der Knollengewebe eintretende Peridermbildung auf die gesteigerte Transpiration als Hauptursache zurückzuführen ist.

³⁾ Andere Autoren erzielten an submersen Knollenstücken überhaupt keine Wundkorkbildung.

⁴⁾ A. a. O. p. 298: „Es gelang mir immer, die Bildung an Stellen zu erzeugen, wo feuchte, für das Wachstum günstige Räume hergestellt wurden. Besonders erfolgte die Wucherung sehr schön, wenn ich in eine klaffende Schnittwunde eine trennende Membran, etwa Fließpapier legte, die Wunde leicht zudrückte und den Rand mit Vaseline verstrich. Derartig behandelte Wunden erzeugten in den meisten Fällen überhaupt kein Peridermgewebe, sondern die Schnittflächen begannen in diese charakteristischen Wachstumstypen auszuwuchern.“

⁵⁾ Vgl. z. B. L. Kny, Über die Bildung des Wundperiderms an Knollen in ihrer Abhängigkeit von äußeren Einflüssen (Ber. d. D. Bot. Ges., 1889, Bd. VII, p. 154).

Neben der Transpiration spielen höchstwahrscheinlich chemische Stoffe bei der Anregung des Gewebes zur Wundkorkbildung eine mehr oder minder große Rolle, die ich bereits früher (a. a. O., 1903, p. 188) hervorgehoben habe. Bei jeder Verwundung, die man durch künstliche Eingriffe in ein Pflanzenorgan diesem beibringt, werden wechselnde Mengen von Zellen zerstört und abgetötet. Zahlreiche anatomische Befunde sprechen dafür, daß von den toten Zellen Stoffe ausgehen, welche die lebendige Nachbarschaft zur Gewebsbildung, insbesondere zur Korkbildung anregen. Vöchting u. a.¹⁾ beobachtete z. B. Korkbildung im Innern eines Pflanzenorgans, wenn ganze Zellgruppen oder einzelne Zellen in Zersetzung übergingen. Innere Zerreißungen im Gewebe, die O. Richter neuerdings durch Narkose an

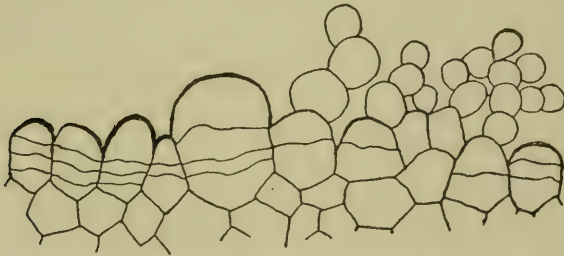


Fig. 18. Wundkork von der Kartoffelknolle; rechts callusartige Proliferationen (nach Olufsen).

seinen Objekten hervorrufen konnte²⁾, werden zum Anlaß für Wundkorkbildung — offenbar durch die bei der Nekrose auch kleinster Gewebsanteile entstehenden Zersetzungsstoffe. Es entsteht in der Nähe dieser inneren Wunden trotz der äußerst geringen (oder ganz fehlenden) Transpiration Wundkork.³⁾

Über die Natur dieser Stoffe läßt sich zurzeit nichts sagen. Zunächst wäre es wünschenswert, über die Art ihrer Wirkung noch Näheres zu erfahren. Daß spezifisch wirksame Stoffe vorliegen, scheint wenig wahrscheinlich, wäre aber immerhin möglich: die von einer Pflanzenspecies gebildeten Nekrosetoffe werden vermutlich auch auf

¹⁾ Vöchting, a. a. O., s. o. p. 536, Anm. 2; Koch, Untersuch. über die Entwicklung der Crassulaceen, Heidelberg 1876; Über Transplantation am Pflanzenkörper, 1892, p. 113 ff.; Reinke u. Berthold, Die Zersetzung der Kartoffel durch Pilze, Berlin 1879; Küster, Über Stammverwachsungen (Jahrb. f. wiss. Bot., 1899, Bd. XXXIII, p. 487). Weitere Angaben z. B. in meiner Pathol. Pflanzenanatomie, p. 188, 189.

²⁾ O. Richter, Über Turgorsteigerung in der Atmosphäre von Narkotika (Lotos, 1908, Bd. LVI). Innere Verwundungen durch mechanische Eingriffe erzielte auch Bretfeld: Über Vernarbung und Blattfall (Jahrb. f. wiss. Bot., 1879—1881, Bd. XII, p. 133).

³⁾ Bei der oben (vgl. Fig. 18) erörterten Versuchsanstellung sah Olufsen Wundkork sich bilden, wenn die Wunde von Bakterien infiziert wurde.

Individuen anderer Species ihre phellogene Wirkung ausüben. Vielleicht entscheiden diese Stoffe auch über Gelingen und Mißlingen von Pfropfungen. — Ob auch Wundholzbildung auf die von Zersetzungstoffen ausgehende Reizung erfolgen kann, bedarf näherer Prüfung.¹⁾

Der experimentellen Behandlung der sich hier anschließenden Fragen würden sich schon deswegen nicht geringe Schwierigkeiten in den Weg stellen, weil Verwundungen, bei welchen Produktion und Einwirkung jener hypothetischen Stoffe ausgeschlossen bleiben, schwer durchzuführen sind. In der Natur kommen sie aber schon ohne unser Zutun vor, und es sind immerhin, wie wir sogleich sehen werden, Mittel bekannt geworden, welche ein Zerlegen von Pflanzengewebe ohne Zellentötung und Produktion von Nekrorestoffen gestatten. Als physiologische Wunden werden wir diejenigen bezeichnen können, welche beim Hervorbrechen der Nebenwurzeln im Rindengewebe der Hauptwurzeln entstehen: hier tritt keine Wundkorkbildung ein, vielleicht nur deswegen nicht, weil jene Stoffe nicht gebildet oder wieder unwirksam gemacht werden (etwa durch die bei der Nebenwurzelbildung wirksam werdenden Enzyme). Wundkork bleibt ferner aus, wenn Kartoffelknollen durch übermäßige Bildung hyperhydrischer Gewebe stellenweise ihre Schale abheben und abwerfen und ihr Knollengewebe geradezu in halb macrierter Form bloßlegen; Olufsen stellte fest, daß man an solchen Stellen durch gewaltsame Verwundung (Hineinstecken oder dergleichen) Korkbildung hervorrufen könne. Bei diesen Gewebsveränderungen liegt dieselbe „Maceration bei lebendigem Leibe“ vor, welche O. Richter (a. a. O.)

¹⁾ Krieg (Beiträge zur Kenntnis der Callus- und Wundholzbildung geringelter Zweige und deren histologischen Veränderungen, Dissertation Würzburg 1908) beschrieb kürzlich interessante Wundholzbildungen, die sich im Mark geringelter Vitiszweige bildeten. Es entstanden im Mark mehrere Kambiumringe, welche nach innen Elemente des Siebteils, nach außen Wundholz bildeten. „Bei weiterem Dickenwachstum dieser Callusmasern öffneten sich beim Berühren die Kambien seitlich und verschmolzen untereinander, wodurch zwei sekundäre Kambien entstanden, die späterhin dem primären Kambium parallel verlaufend, anfänglich ihrem Ursprung gemäß stark wellig erschienen. Das dem Mark nächstliegende Kambium bildete in ganz normaler Weise nach innen Holz mit zahlreichen Gefäßen, jedoch überwiegendem Holzparenchym, nach außen Siebteil. Im Gegensatz hierzu bildete das der Markkrone zu liegende Kambium in völlig anormaler Weise nach innen Siebteil, nach außen also in seiner Peripherie Holz.“ Diese sehr merkwürdigen Bildungen führt Krieg auf die Zersetzungstoffe zurück, welche von der Verwundungs- und Ringelungsstelle ausgehen und durch den Holzcyylinder bis ins Mark vorzudringen scheinen; unüberwindliche Schwierigkeiten stehen dieser Deutung zwar nicht im Wege; ein endgültiges Urteil wird vielleicht durch Fortsetzung der von Simon begonnenen Studien möglich werden (Simon, Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung von Gefäßverbindungen, Ber. d. D. Bot. Ges., 1908, Bd. XXVI, p. 364). — Vgl. ferner die Beobachtungen Nordhausen's (Über Richtung und Wachstum der Seitenwurzeln unter dem Einfluß äußerer und innerer Faktoren, Jahrb. f. wiss. Bot., 1907, Bd. XLIV, p. 557, 599.

nach Narkose eintreten sah. Auch bei solchen Wunden wird, wie ich vermute, solange kein weiterer gewaltsamer Eingriff einige oder einzelne Zellen zum Tode befördert, keine Wundkorkbildung wahrnehmbar werden. Wiederum wird es vermutlich die Wirkung besonderer Stoffe sein, welche beim Eindringen von Haustorien ins Gewebe der Wirtspflanzen (*Cuscuta*) die Wundkorkbildung ausschließen¹⁾; ins Gewebe eindringende Wurzeln nichtparasitärer Pflanzen wirken wie tote Fremdkörper und schließen die Wundkorkbildung keineswegs aus.²⁾

5. Aktivitätshyperplasien und ähnliche Gewebsbildungen.

Von Aktivitätshyperplasien wollen wir dann sprechen, wenn gesteigerte Inanspruchnahme eines Gewebes zu seiner Verstärkung durch Vermehrung der Elemente führt. In erster Linie wird hierbei an die leitenden und die mechanischen Gewebe zu denken sein, weil sie einer experimentellen Beeinflussung durch gesteigerte Inanspruchnahme besser als andere Gewebsarten zugänglich scheinen. Es mag gestattet sein, an die Besprechung der Aktivitätshyperplasien auch noch die Schilderung einiger anderer abnormaler Gewebsbildungen zu reihen, welche jenen ätiologisch oder entwicklungsgeschichtlich vergleichbar sind.

a) Verstärkung und Neuanlage von Leitbündeln.

Werden durch ein Leitbündel besonders reichliche Wassermengen geleitet, so tritt eine Vermehrung seiner Elemente, sowohl der Libri-formfasern wie besonders der Gefäße ein. Strasburger³⁾ schildert den Fall, daß ein Ast von *Robinia pseudacacia*, der eine kräftige Mistel trug, besonders reichliche Gefäßbildung erkennen ließ; die dickwandigen Elemente waren kaum vertreten, die Jahresringe daher kaum noch kenntlich. de Vries⁴⁾ und namentlich Vöchting⁵⁾ betrachteten abnorm kräftige Ausbildung der Leitbündel dann, wenn der Wasserstrom einer Kartoffel- oder *Dahlia*-Pflanze durch die relativ

¹⁾ Massart a. a. O. — Die Angabe Massart's, daß Wunden, welche durch Tierfraß entstanden sind, nicht durch Wundkork vernarben, hält Olufsen (a. a. O.) nicht für zutreffend.

²⁾ Vgl. G. J. Peirce, Das Eindringen von Wurzeln in lebendige Gewebe (Botan. Zeitg., 1894, Bd. LII, Abt. 1, p. 169) u. Olufsen a. a. O.

³⁾ Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen, Jena 1891, p. 953.

⁴⁾ Über abnormale Entstehung sekundärer Gewebe (Jahrb. f. wiss. Bot., 1890, Bd. XXII, p. 35).

⁵⁾ Zur Physiologie der Knollengewächse (Jahrb. f. wissensch. Botan., 1899, Bd. XXXIV, p. 1).

dünnen Leitbündel ihrer Knollen geleitet wurde. de Vries beschreibt eine Kartoffelknolle, an welcher drei Augen beblätterte Triebe ohne Stolonen, zwei andere Augen Stolonen ohne oberirdische Sprosse entwickelt hatten; „die Nährstoffe, welche in den Blättern gebildet wurden, fanden an der Basis der Stengel nicht die sonst üblichen Ablagerungsstätten, sondern konnten erst in den von den Stolonen getragenen Knollen zur Anwendung gelangen. Sie mußten offenbar zu diesem Zweck die alte Knolle durchwandern“; die dabei in Anspruch genommenen Leitungsbahnen hatten eine abnorm starke Entwicklung erfahren.

Vöchting gelang es, auf experimentellem Wege, Kartoffelknollen als Bestandteil in die aus ihr erwachsenen Kartoffelpflanzen einzuschalten. Ähnliche Experimente wurden mit *Dahlia*-Knollen u. a. angestellt. Der Erfolg war der, daß die abnorm stark in Anspruch genommenen Bündel abnorm kräftig sich entwickelten.

Winkler¹⁾ beobachtete analoge Verstärkungen, wenn Blattstiele physiologisch zum Stengel umgewandelt wurden (*Torenia* u. a.) und fand in ihnen interessante anatomische Veränderungen. Winkler diskutiert, ob man in allen Fällen der geschilderten Art von einer Verstärkung des Gewebes durch funktionellen Reiz sprechen darf, da nicht das Gewebe selbst, das zu Mehrleistungen veranlaßt wird, reagiert, vielmehr die Verstärkung dadurch erfolgt, daß das Kambium, welches mit der erhöhten Inanspruchnahme der wasserleitenden Elemente an sich nichts zu tun hat, die Bildung neuer Gefäße einleitet. „Wir können daher streng genommen hier nicht von funktionellem Reiz und Aktivitätshyperplasie reden oder müssen wenigstens unterscheiden zwischen direktem funktionellem Reiz (oder Aktivitätshyperplasie im engeren Sinne), und indirektem funktionellem Reiz (oder Aktivitätshyperplasie im weiteren Sinne), wobei ersterer dadurch charakterisiert wäre, daß das zu Mehrleistungen gezwungene Gewebe direkt selbst mit Verwachsung seiner Elemente reagiert, letzterer dadurch, daß ein nicht direkt selbst gereiztes Gewebe reagiert. Dahin also würde auch die Neubildung von Gefäßen bei einem gewissen Grade der Inanspruchnahme der vorhandenen gehören.“

Ich habe auf die Möglichkeit hingewiesen²⁾, daß eine Vermehrung der ein Leitbündel aufbauenden Elemente — auch abgesehen von der gesteigerten Inanspruchnahme — schon durch die fortgesetzte Inanspruchnahme bedingt sein könnte. Die Wirkung der letzteren kann sich darin äußern, daß z. B. die Zellenproduktion seitens der Kambien auch ohne Rücksicht auf den Bedarf an leitenden Elementen ihren Fortgang nimmt, solange noch die Kambien am Leben sind und

¹⁾ Über die Umwandlung des Blattstiels zum Stengel (Jahrb. f. wiss. Bot., 1907, Bd. XLV, p. 1).

²⁾ Pathol. Pflanzenanatomie, 1903, p. 146.

hinreichend ernährt werden, wie es bei lebenden Baumstümpfen der Fall ist: Stümpfe der Tanne, Fichte oder Lärche setzen an Stamm und Wurzel noch viele Jahre lang Dickenwachstum und Jahresringbildung fort, ohne daß Bedürfnis für die Produktion leitender Elemente vorhanden wäre.¹⁾ Bei manchen der von Vöchting u. a. geschilderten Gewebeveränderungen werden nicht nur die Gefäßbündel der Knollen übernormal in Anspruch genommen, sondern auch ihre Lebensdauer wird erheblich verlängert, so daß auch bei den Veränderungen dieser Leitbündel die Wirkung der verlängerten Lebensdauer und fortgesetzten Inanspruchnahme nicht ausgeschlossen scheint. Die unter dem Einfluß von Gallen stehenden Leitbündel verhalten sich sehr ungleich: — an den *Salix*-Blättern, welche die umfänglichen Gallen der *Nematus*-Arten tragen (*N. vesicator* u. a.), werden die Mittelrippen nicht verstärkt, während an den Achsen der ♂ Blütenstände von *Quercus*, an welchen *Spathogaster baccarum* seine Gallen erzeugt, und deren Lebensdauer durch die Galleninfektion wesentlich verlängert wird, eine Verstärkung der Bündel eintritt; in Fällen wie dem zweiten kombiniert sich freilich mit der Verlängerung der Lebensdauer eine gewiß nicht unbeträchtliche Steigerung der Inanspruchnahme. Für diejenigen Fälle, in welchen ohne eine solche die Bildung der trachealen Elemente allein auf die Verlängerung der Lebensdauer zurückzuführen ist (Baumstümpfe u. a.), dürfte nach meiner Ansicht die von Winkler (a. a. O.) geäußerte Hypothese zur kausalen Erklärung der Gefäßbildung zunächst nicht genügen. Eine Kritik meiner a. a. O. gegebenen Vermutung betreffend den Einfluß der verlängerten Lebensdauer hat Winkler a. a. O. gegeben.

Was die Gewebsveränderungen an den Leitbündeln gesteckter Blätter (in Spreite und Stiel) betrifft²⁾, so wird bei einer Analyse der

¹⁾ Herr Prof. Frh. v. Tubeuf machte mich mit einigen Probestücken bekannt, an welchen nach Stammhieb noch ein Zuwachs von mehreren (bis ca. zehn) cm Mächtigkeit sich gebildet hatte. — Auch der Überwallungsprozeß nimmt noch viele Jahre hindurch seinen Fortgang. Rob. Hartig (Lehrbuch für Baumkrankheiten, Berlin 1882, p. 162) schreibt hierüber: „Wenn auch wahrscheinlich diese Stocküberwallung aus der Wurzelverwachsung des gefälltten Stammes (Zehrstamm) mit Wurzeln eines Nachbarstammes (Nährstamm) zu erklären ist, so bleibt doch immerhin der von Th. Hartig nachgewiesene Fall, in welchem ein Lärchenstock Überwallung zeigte, während eine Ernährung durch einen Nachbarstamm völlig ausgeschlossen war, weil jene Lärche auf einer großen Waldblöße gestanden hatte, unerklärt. Th. Hartig nimmt an, daß die in den Wurzeln und im Wurzelstock vorhandenen Reservestoffvorräte im Laufe der Jahre aufgelöst und zur Ernährung des Kambiums verwendet werden.“

²⁾ Vgl. E. Mer, Des modifications de structure subies par une feuille de Lierre agée de sept ans, détachée du rameau et enracinée (Bull. Soc. bot. de France, 1886, T. XXXIII, p. 136) und besonders O. Mathuse, Über abnormales sekundäres Wachstum von Laubblättern, insbesondere von Blattstecklingen dikotyler Pflanzen (Dissertation Berlin 1906).

wirksamen Faktoren in erster Linie auch an die Nährstoffstauung zu denken sein, die bei Fortgang der Assimilation in den Blättern zustande kommt, und an die vielleicht abnorm reichliche Wasserversorgung, die das neu gebildete Wurzelsystem der Blätter diesen zukommen läßt.

Bei Blättern dikotyler Gewächse versuchte ich früher¹⁾ und auch neuerdings noch Aktivitätshyperplasien durch lokale Zerstörung des Mittelnervs zu erzeugen; es ließ sich erwarten, daß die Anastomosen, welche den Wasserverkehr zwischen dem oberen und unteren Teil des Blattes zu übernehmen wohlgeeignet scheinen konnten, infolge gesteigerter Inanspruchnahme stärkere Ausbildung erfahren würden. Das Erwartete trat aber an den von mir gewählten Objekten nicht ein; vielmehr blieben die Blattnerven unverstärkt, und die oberen Blattteile blieben in ihrer Entwicklung sehr zurück: die Spitze bleibt vielfach ungewöhnlich klein (z. B. *Populus pyramidalis*) oder sogar in Entfaltung ihrer Knospenlage auf halbem Wege stehen (*Aesculus Hippocastanum*).

Schuster²⁾ beobachtete neuerdings an Blättern von *Vicia faba*, deren Mittelrippe durchschnitten worden war, zwar keine Verstärkung der vorhandenen Leitbündel, wohl aber das Auftreten von Nerven-anastomosen (s. u.). Winkler (a. a. O.) hält es für notwendig, daß die Steigerung der Ansprüche an die wasserleitende Tätigkeit der Bündel allmählich vor sich gehe, wenn eine Verstärkung ihrer leitenden Elemente eintreten soll: *Torenia*-Blätter zeigen nach Durchschneidung der Mittelnerven keine Bündelverstärkung, wohl aber wenn die Bildung blattbürtiger Vegetationspunkte die Ansprüche an Wasserzuleitung allmählich steigert. Die Vegetationspunkte werden aber, wie mir scheint, vermutlich auch durch andere Faktoren als den durch sie gesteigerten Wasserbedarf auf die histologische Ausbildung ihrer Nachbarschaft wirken; bei Buchenblättern wird trotz der allmählichen Bündelveränderung, welche die Entwicklung der den Blattnerven aufsitzenden Gallen (*Hormomyia fagi*) mit sich bringt, keine Aktivitätshyperplasie der Nerven-anastomosen wahrnehmbar.³⁾ Ähnliches gilt für manche andere Gallen und die Organe ihrer Wirtspflanzen.

Unter dem Einfluß abnormaler Wasserzuleitung, gesteigerter Inanspruchnahme der Gefäße usw. können nicht nur die vorhandenen Bündel verstärkt, sondern auch neue Leitungsbahnen angelegt werden. Schuster, von dessen Ergebnissen soeben die Rede war, sah an durchschnittenen Blättern die durchschnittenen Nerven untereinander sich in Verbindung setzen: „Der Mittelnerv ist oberhalb des Ein-

¹⁾ A. a. O. p. 143.

²⁾ W. Schuster, Die Blattaderung des Dicotylenblattes und ihre Abhängigkeit von äußeren Einflüssen (Ber. d. D. Bot. Ges., 1908, Bd. XXV, p. 194).

³⁾ Küster, 1903, a. a. O. p. 144.

schnittes mit den bei dem Einschnitte ebenfalls getroffenen Hauptnerven durch Tracheiden verbunden, die man vielleicht am besten mit den Speichertracheiden vergleichen kann. Sie haben mehr oder weniger isodiametrische Form und stellen ziemlich unregelmäßig verlaufende Ketten dar. Teilweise liegen sie sogar direkt oberhalb der Mittelnerven. Augenscheinlich sind sie nichts anderes als Parenchymzellen, die sich direkt durch Membranverdickung und Verlust ihres Inhalts in tracheale Elemente verwandelt haben. Durch ihre Bildung wird aufs beste der Zusammenhang zwischen den freien Endigungen der Hauptnerven hergestellt und somit das Hauptnervensystem wieder in sich geschlossen. Ihre Ausbildung kann wohl direkt auf den funktionellen Reiz des gesteigerten Wasserdurchstroms zurückgeführt werden, besonders auch deshalb, weil unterhalb des Einschnittes die Nerven solche Verbindungen nicht aufzuweisen pflegen. Somit haben sie auch große Ähnlichkeit mit den Tracheidenverbindungen zwischen den Tracheen des Stecklings und der Unterlage beim Pfropfen und allem Anschein nach scheint ein direkter Gegensatz zwischen ihrer Bildung und der der gewöhnlichen Nerven Anastomosen zu bestehen, deren Bildung, wie wir sahen, viel komplizierteren Korrelationen gehorcht (a. a. O. p. 232).“

Neubildung von Leitbündeln beobachtete Schuster namentlich auch an gesteckten Blättern (*Aucuba japonica*, *Hedera helix*, *Achyranthes Verschaffeltii*).

Das Auftreten neuer Leitungsbahnen in Wurzel und Achse nach Transplantation wurde von Vöchting zuerst genau untersucht¹⁾; wir haben auf einige seiner Ergebnisse schon oben hingewiesen (p. 535).

Wie in Achse und Wurzel nach Unterbrechung der Leitungsbahnen die Neubildung von Anastomosen erreicht wird, untersuchte neuerdings Simon²⁾ an *Coleus*- und *Achyranthes*-Achsen, die zur Hälfte oder noch weiter quer durchschnitten worden waren: die apikalen und basalen Leitbündel werden durch neugebildete Stränge binnen wenigen Tagen wieder in Verbindung gesetzt. Die umstehend wiederholte Erklärung, die Simon (a. a. O.) zu seinen hier reproduzierten Abbildungen (Fig. 19 und 20) gibt, erklärt alles Nähere; auf deskriptive Einzelheiten brauchen wir hier nicht einzugehen. Einen weiteren Versuch Simon's veranschaulicht Fig. 21. An der Schnittfläche eines Pappelstecklings (*Populus canadensis*) ist ein Markcallus (MK) entstanden, der durch ständiges Rückschneiden des Kambialcallus (CK) in der Entwicklung sehr gefördert worden ist. Macht man einem solchen Markcallus den Anschluß an die jüngsten Elemente

¹⁾ Über Transplantation am Pflanzenkörper, Tübingen 1892.

²⁾ S. Simon, Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung von Gefäßverbindungen (Ber. d. D. Bot. Ges., 1908, Bd. XXVI, p. 364).

des Xylems möglich, so findet sein Wachstum sowie das seiner Adventivsprosse ununterbrochene Fortsetzung. „Eine neuerdings benutzte Versuchsanstellung gestattete nun aufs klarste die Entwicklung der Anschlußbahnen für die Sprosse des Markcallus oder des dort befindlichen Wundholzes an die jüngsten Gefäße des Stecklings zu verfolgen.

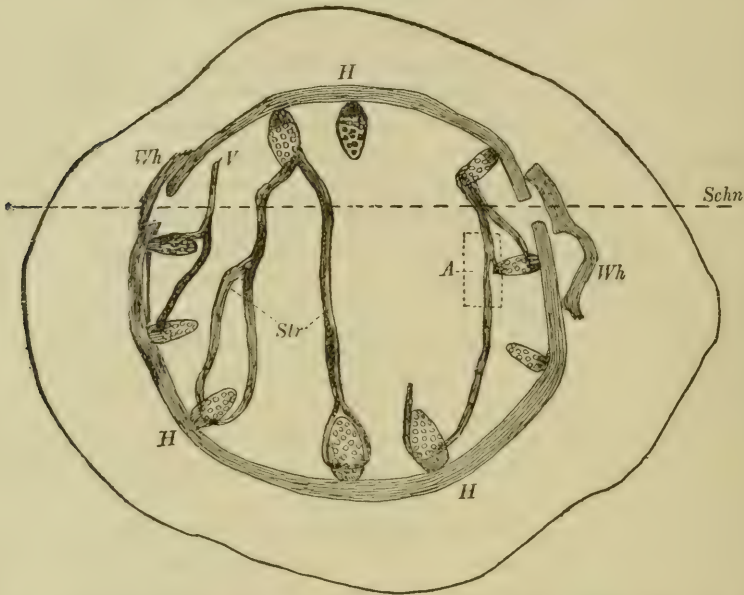


Fig. 19. Querschnitt durch den oberen Teil eines zu $\frac{2}{3}$ durchgeschnittenen Sprosses von *Achyranthes Verschoffeltii*, 20 Tage nach der Verwundung (nahe der Wundfläche). Die in der Figur oberhalb der Linie Schn liegenden drei Bündel sind intakt geblieben, die sieben unterhalb dieser Linie sind durchgeschnitten. Die Linie Schn, bis zu welcher der Schnitt vorgedrungen ist, wird durch die Unterbrechung des Holzringes (K) gekennzeichnet, dessen Anlage bei der Ausführung der Operation vermutlich gerade begann. Durch die nach dem Eingriffe erfolgende Gewebsdehnung wurde das Cambium an diesen Stellen eingerissen, und die so entstandene Wunde erst später durch Callus wieder gefüllt. An diesen beiden Stellen sind isolierte Wundholzkörper (Wh) gebildet worden. — Die Verbindungsstränge (Str) gehen stets von den jüngsten Gefäßen der durchgeschnittenen Bündel aus, gliedern sich aber meist an die älteren Gefäße der unversehrten Bündel an. Gelegentlich gliedern sich weitere angeschnittene Bündel an solche Gefäßstränge an. Der bei V abgeschnittene Gefäßstrang steigt in den unteren Stammteil herab, wo er sich an das apikale Ende eines Bündels anschließt. 16mal vergrößert (nach Simon).

Zu diesem Zwecke wurde an den betreffenden Stecklingen einige Millimeter von der Wundfläche entfernt eine horizontale bis auf das Mark gehende Röhre ausgebohrt, welche sich in der Folge schnell mit Callus füllte. Die Verbindung des Markcallus mit dem in diesem Callus entstandenen Wundholz erfolgte nun durch Gefäßstränge, welche ihren Weg durch das sonst völlig untätige Mark hindurchnahmen.“

Simon hat für diese Erscheinungen folgende Erklärung gegeben: „Sehr bald nach der Verletzung wird sich in dem Gewebe oberhalb der Durchtrennungsstelle ein Wassermangel fühlbar machen, da der ihn durchziehende Gefäßstrang kein Wasser mehr abgeben kann . . . Dagegen ist im unteren Sproßteil hinreichend Wasser vorhanden. Denn von dem angeschnittenen apikalen Bündelende aus wird

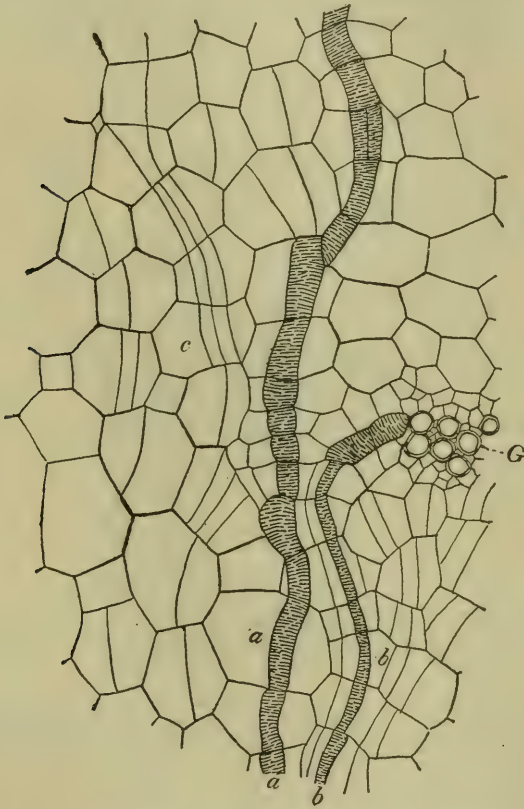


Fig. 20. Der bei A umschriebene Teil von Fig. 19 bei 80facher Vergrößerung. — Hier und da sind neben den bereits fertiggestellten Gefäßsträngen durch Teilung der Markzellen noch weitere Prokambiumstränge gebildet oder vorbereitet worden (nach Simon).

nach erfolgter Schließung der Wundstelle durch Callusgewebe und dem hierdurch bedingten Aufhören des Blutens das Wasser in die umgebenden Gewebe gepreßt. Vorausgesetzt nun, daß diese letzteren Gewebe aus gleich durchlässigen Parenchymzellen bestehen, muß von dem Bündelende her ein ziemlich gleichmäßiger Wasserabfall in diesem Gewebe zustande kommen. Dieses Wassergefälle wird sich allmählich auch an dem basalen Bündelende bemerkbar machen,

welches inzwischen infolge innerer Bedingungen mit der Neubildung von Gefäßzellen begonnen hat. Auf diese Neubildungsfähigkeit könnte die Wasserverteilung als Reiz nun insofern einwirken, als von den dem Bündelende anliegenden Zellen immer nur diejenigen zu Tracheiden bzw. zu Tracheen umgewandelt werden, welche den größten Wassergehalt besitzen. Ebenso werden auch diese Zellen am ehesten zur weiteren Teilungstätigkeit angeregt. So kommt es allmählich zur Bildung eines Gefäßstranges, welcher sich dem Wassergefälle ent-

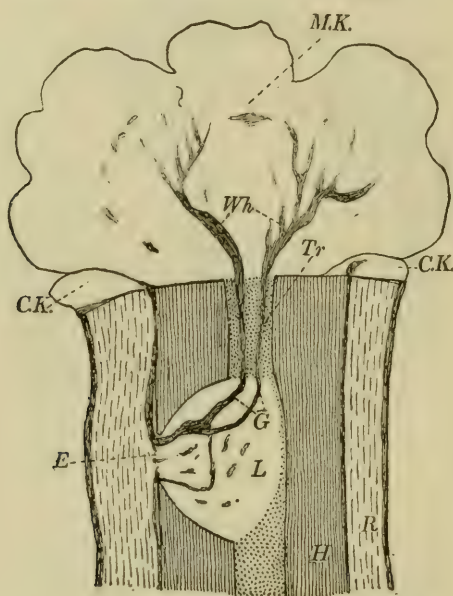


Fig. 21. Längsschnitt durch einen Pappelsteckling mit Markcallus. R Rinde, H Holz, L Bohrloch, E Kommunikation des Callus mit dem Kambium, M Mark, MK Markcallus, CK Reste des Cambiumcallus, Wh Wundholz, Tr Tracheidenstränge, G Gefäßstränge (nach Simon).

gegenschiebt, bis die den größten Wassergehalt aufweisenden, dem apikalen Bündelende anliegenden Zellen erreicht sind. Es läge demnach hier eine Reizwirkung vor, welche mit den Tropismen, speziell dem Hydrotropismus zu vergleichen wäre.“¹⁾

Ich möchte hier an einige analoge Strukturverhältnisse, mit welchen die anatomische Untersuchung mancher Gallen bekannt gemacht hat, erinnern. In den Stengelgallen, welche *Aulax hieracii* auf verschiedenen Hieracien (z. B. auf *Hieracium umbellatum*) erzeugt, wird das durch zahlreiche Zellteilungen umfangreich gewordene Mark von zahlreichen neu gebildeten Leitbündeln durchzogen, welche die Larven-

¹⁾ Simon, a. a. O. p. 393.

höhle und das sie umgebende Gewebe mit den trachealen Elementen des normalen Leitbündelringes in Verbindung setzen. Houard¹⁾, der diese neuen Leitungsbahnen als faisceaux d'irrigation bezeichnet und diese Einzelheiten der Gallenanatomie eingehend untersucht hat (vgl. Fig. 22), geht in seinen Studien hauptsächlich physiologisch-anatomischen Fragen nach und hat die uns hier in erster Linie interessierenden Gesichtspunkte nicht weiter berücksichtigt. Eine erneute entwicklungsgeschichtliche Untersuchung dieser und ähnlicher Gallen

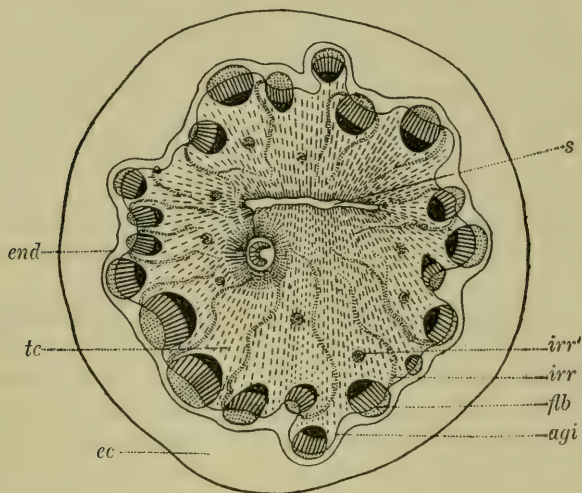


Fig. 22. Querschnitt durch die Stengelgalle von *Aulax Hieracii*; éc Rinde, end Endodermis, agi Kambium, fb Gefäßbündel, tc hyperplastisch verändertes Mark, s Eihöhle, irr und irr' faisceaux d'irrigation (nach Houard).

würde vielleicht die hier vorliegende Frage nach den Bedingungen der Gefäßbündelbildung klären helfen. Einige entwicklungsgeschichtliche Daten über denselben Gegenstand finden sich bereits bei Skrzipietz.²⁾

b) Verstärkung der mechanischen Gewebe.

Untersuchungen darüber, ob mechanischer Zug Gewebsbildungen besonderer Art und insbesondere eine Verstärkung oder Vermehrung der mechanischen Gewebsstränge zu veranlassen mag, sind neuerdings auf Hegler's Mitteilungen hin von verschiedenen Autoren aufge-

¹⁾ Recherches anatomiques sur les galls de tiges pleurocécidies (Bull. scientif. de la France et de la Belgique, 1903, T. XXXVIII, p. 294).

²⁾ Die Aulaxgallen auf Hieraciumarten, Dissertation Rostock 1900.

nommen worden. Hegler¹⁾ gab an, daß mechanischer Zug, der im Experiment durch Anwendung immer größerer Gewichte allmählich gesteigert wurde, die Zerreißfestigkeit der Organe steigert; Blattstiele von *Helleborus niger*, die anfangs nur ein Gewicht von 400 g tragen konnten, konnten nach einigen Tagen 3½ kg aushalten. Eine solche Anpassung wurde nach Hegler nicht nur durch Verstärkung der mechanischen Gewebsanteile erreicht, sondern bei hartbastfreien Organen (Stiele von *Helleborus niger*) sogar durch Neubildung von Hartbastbündeln.

Hegler's Angaben haben sich nach keiner Richtung hin bestätigt. Abgesehen davon, daß die Blattstiele von *Helleborus niger* auch normalerweise nicht frei von Hartbast sind²⁾, läßt sich, wie Ball³⁾ durch erneute Untersuchung der von Hegler gewählten Versuchspflanzen zeigte, die Zerreißfestigkeit durchaus nicht in der von Hegler beschriebenen Weise fördern. Wiedersheim (Holzpflanzen)⁴⁾, Vöchting (*Helianthus*, Wirsing)⁵⁾, Küster (*Helianthus*)⁶⁾, Ball (a. a. O.) und Keller⁷⁾ suchten in gewaltsam gedehnten Sprossen vergeblich nach einer Verstärkung der mechanischen Bündel.⁸⁾

Durch diese negativen Befunde wird freilich die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß an anderen Objekten mechanische Inanspruchnahme die Ausbildung der mechanischen Gewebe fördern könnte, oder daß durch Reize anderer Art dieser Effekt experimentell sich herbeiführen ließe.

Zu dieser erster Frage bringt Wiedersheim's Beobachtung einen Beitrag: bei *Corylus avellana* läßt sich durch mechanischen Zug eine Verstärkung des Bastringes erzielen, die auf eine Vermehrung der Stereiden beruhte. Ribbard⁹⁾ gibt an, daß sich bei *Vinca major* durch Zug eine Verstärkung des Xylems und seiner einzelnen Zellwände erzielen läßt. Wildt, nach welchem bei vielen Pflanzen Er-

¹⁾ Vgl. Pfeffer, Untersuchungen R. Hegler's über den Einfluß von Zugkräften auf die Festigkeit und die Ausbildung mechanischer Gewebe in den Pflanzen (Ber. Sächs. Ges. Wiss., 1891, p. 638).

²⁾ Vgl. Küster, Beiträge zur Anatomie der Gallen (Flora, 1900, Bd. 87, p. 173), Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., 1901, Bd. II, p. 148.

³⁾ Der Einfluß von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgewebe (Jahrb. f. wiss. Bot., 1903, Bd. XXXIX, p. 305, Dissertation Leipzig).

⁴⁾ Über den Einfluß der Belastung auf die Ausbildung von Holz- und Bastkörper bei Trauerbäumen (Jahrb. f. wiss. Bot., 1902, Bd. XXXVIII, p. 41).

⁵⁾ Zur experimentellen Anatomie (Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, 1902, Bd. XXXVIII).

⁶⁾ Pathol. Pflanzenanatomie, 1903, p. 141.

⁷⁾ Über den Einfluß von Belastung und Lage auf die Ausbildung des Gewebes in Fruchtsielen (Dissertation Kiel 1904).

⁸⁾ [Vgl. ferner H. Vöchting, Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. Tübingen 1908.]

⁹⁾ The influence of tension on the formation of mechanical tissue in plants (Botan. Gaz., 1907, Vol. XXXIII, p. 361).

nährungswurzeln und Befestigungswurzeln mit typisch verschiedenem Bau sich unterscheiden lassen — die Ernährungswurzeln gekennzeichnet durch den Besitz von Mark und eines unregelmäßig geformten Centralcylinders, die Befestigungswurzeln ohne Mark und mit nahezu kreisrundem Centralcylinder, in dessen Mitte die mechanischen Elemente zu einem geschlossenen axilen Strang vereinigt sind, — gibt an, daß Ernährungswurzeln sich durch mechanischen Zug derart beeinflussen lassen, daß sie anatomisch den Befestigungswurzeln ähnlich werden¹⁾: „mechanischer Zug verändert die Lage der normalen Elemente innerhalb der Centralcylinder derart, daß möglichst zugfeste Konstruktionen mit centripetaler Tendenz entstehen.“ Eine Wiederholung seiner Versuche wäre erwünscht.

Ich möchte hier noch der Beobachtung Kny's gedenken, nach welcher im Mark von *Impatiens Balsamina* an seitlich gedrückten Stellen solcher Internodien noch Teilungen stattfinden, wo sie weiter aufwärts und abwärts schon erloschen sind.²⁾

Den zweiten Punkt illustrieren zunächst die Beobachtungen Worzitzky's³⁾ an Ranken (*Cucurbita Pepo*), die nach dem Erfassen von Stützen 13 mal tragfähiger werden als solche, welche ohne Stütze bleiben. Vöchting (1908 a. a. O.) beobachtete an denselben Objekten eine erhebliche Verstärkung der mechanischen Belege, wenn die Ranken, ohne irgend welche mechanische Leistungen erfüllen zu müssen, unter den Einfluß übernormaler Ernährung kamen. Eine Förderung der mechanischen Gewebe liegt ferner bei den kamptotrophischen und geotrophischen Strömungen vor, auf die wir Bücher's Mitteilungen folgend sogleich eingehen wollen.

Daß stoffliche Reize die Bildung kräftiger mechanischer Gewebe anregen oder befördern können, macht die Betrachtung zahlreicher Wespen- und Fliegengallen, die zuweilen mit enorm dicken mechanischen Gewebzonen ausgestattet sind, wahrscheinlich. —

Bücher's Untersuchungen über Kampto- und Geotropismus⁴⁾, knüpfen an Beobachtungen und Untersuchungen von Wortmann⁵⁾

¹⁾ W. Wildt, Über die experimentelle Erzeugung von Festigungselementen in Wurzeln und deren Ausbildung in verschiedenen Nährböden. Dissertation Bonn 1906.

²⁾ Über den Einfluß von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich teilenden Pflanzenzellen (Jahrb. f. wiss. Bot., 1901, Bd. XXXVII, p. 55).

³⁾ Vergleichende Anatomie der Ranken (Flora, 1887, Bd. LXX, p. 2). — Näherer Nachprüfung bedürfen auch nach Ball die Beobachtungen Derschau's an rankenden Blattstielen und ihren histologischen Veränderungen (Einfluß von Kontakt und Zug auf rankende Blattstiele, Leipzig, Dissertation 1893).

⁴⁾ Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion (Jahrb. f. wiss. Bot., 1906, Bd. XXXXIII, p. 271).

⁵⁾ Zur Kenntnis der Reizbewegungen (Botan. Zeitg., 1887, Bd. XXXXV, p. 819).

Elfving¹⁾, Vöchting²⁾, Ball (a. a. O.), Keller (a. a. O.) u. a. an. Wortmann fand, daß an Epikotylen von *Phaseolus*, welche horizontal gelegt und an der geotropischen Aufkrümmung gewaltsam gehindert worden waren, anatomische Veränderungen im Rindenparenchym auftraten: auf der Unterseite waren die Zellen dünnwandig, auf der Oberseite dickwandig. „Die Reaktionserfolge bei horizontaler

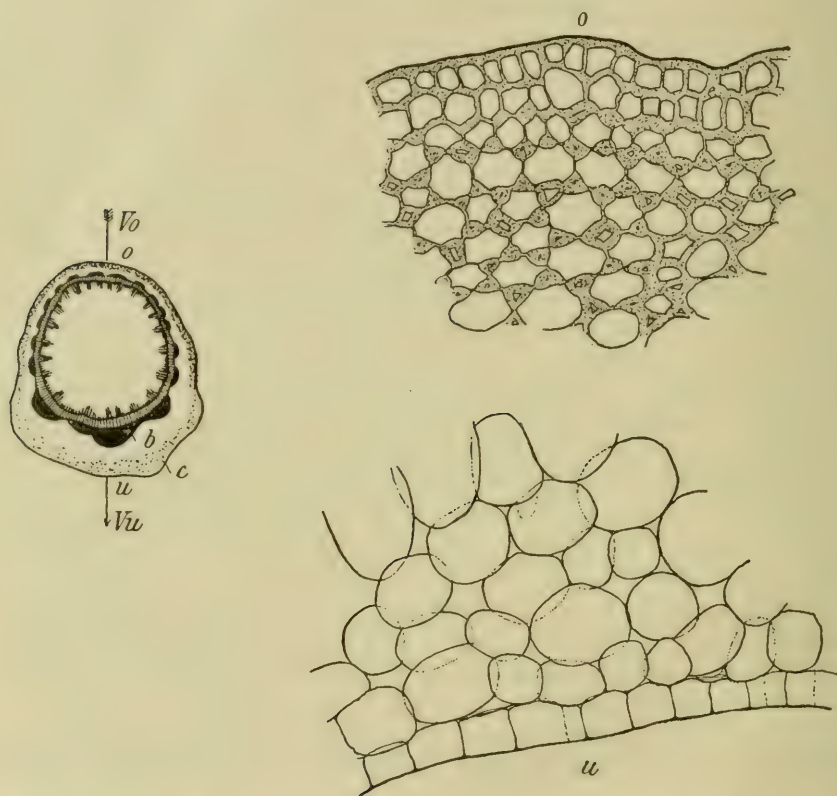


Fig. 23. Beispiel für Geotropismus. Links: Hypokotyl von *Ricinus communis*, Querschnitt, o obere, u untere Seite, c Collenchym, b Bastbündel, Vo—Vu Lotlinie; rechts: Gewebsstruktur an der Ober- und Unterseite des Hypokotyls (nach Bücher).

Lage, die in wachstumsfähigen orthotropen Organen eintreten und in einer verschiedenen Ausbildung der Wanddicke und Weite der Collenchym-, Bast- und Holzzellen bestehen (Geotropismus),

¹⁾ Zur Kenntnis der Krümmungserscheinungen (Öfversigt af Finska Vet. Soc. Förhandl., 1888, Bd. XXX).

²⁾ Zur experimentellen Anatomie (Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, 1902, Bd. XXXVIII, H. 5).

scheinen — nach Bücher — eine allgemeine Eigenschaft krautiger Sprosse zu sein.“ Elfving beobachtete, daß an gewaltsam gekrümmten Organen auch ohne Mitwirkung der Schwerkraft ähnliche anatomische Differenzen sich bemerkbar machen, indem an der konvexen Seite die Gewebe gefördert erscheinen: — Bücher's Kamptotrophismus. Ein Beispiel der anatomischen Veränderung geotrophischer Natur gibt Fig. 23. Beiden Gruppen von Erscheinungen ist gemeinsam, daß die Verdickung der Wände auf der Seite größter Druckspannungen gehemmt wird. Der wirksame Faktor liegt offenbar in der ungleichartigen Inanspruchnahme der beiden Seiten. Geotrophische Erscheinungen treten bemerkenswerterweise auch an älteren Achsenteilen, die keine geotropischen Krümmungen mehr auszuführen imstande sind, noch auf, wenn sie in horizontale Zwangslage gebracht werden, gleichviel ob die jüngeren Teile sich geotropisch aufrichten oder daran gewaltsam gehindert werden. — Hinsichtlich der Verteilung der durch sekundären Zuwachs entstandenen Xylemmasse reagieren verschiedene Pflanzen bei gleicher Behandlung ganz verschieden: bei *Euphorbia heterophylla* wird der Holzkörper hypotroph, bei *Abutilon Darwinii* epitroph.

Die Erscheinungen des Kampto- und Geotrophismus erklären auch manche Vorgänge der normalen Ontogenie, z. B. die anatomische Ausbildung der Blüten- (vgl. Ricôme¹⁾) und Fruchtsiele (vgl. Keller a. a. O.).

c. Ernährungshyperplasien.

Als Ernährungshyperplasien kann man diejenigen abnormalen Gewebsbildungen bezeichnen, die nach besonders reichlicher Stoffanhäufung in bestimmten Organen — infolge allzu geringen Verbrauchs oder gehinderter Ableitung — zustandekommen. Das beste Mittel zur Erzeugung derartiger Hyperplasien scheint die Beseitigung der stoffverbrauchenden Vegetationspunkte zu sein. Sachs²⁾ erhielt an Kürbispflanzen (*Cucurbita maxima*) knollenähnliche Bildungen, indem nach Entfernung aller Sproßvegetationspunkte die Wurzelanlagen, welche rechts und links neben jedem Laubblattstiel im Stammgewebe liegen, zu haselnuß- oder walnußgroßen, parenchymreichen Gebilden heranwuchsen. Eingehende Untersuchungen über ähnliche abnormale Gewebsbildungen hat Vöchting³⁾ angestellt, dem es gelang, durch Enthauptung seiner Versuchspflanzen, durch Entfernung aller Blüten-

¹⁾ Recherches expérimentales sur la symétrie des rameaux floraux (Ann. Sc. Nat., Bot., 1898, sér. VIII, T. VII, p. 293).

²⁾ Gesammelte Abhandlungen, Bd. II, p. 1172.

³⁾ Zur Physiol. der Knollengewächse (Jahrb. f. wiss. Bot., 1900, Bd. XXXIV, p. 1), Zur experimentellen Anatomie (Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, 1902, Math.-naturw. Kl., H. 5); ferner 1908, a. a. O. Bei Vöchting weitere Literaturnachweise.

stände und Achselknospen Blattkissen, Blattstiele und Achsenteile zu enormer Parenchymbildung anzuregen, durch deren Beschreibung er mit vielen anatomischen interessanten Einzelheiten bekannt machte (Versuche an *Brassica*, *Oxalis*, *Helianthus* u. a.). Vöchting spricht die Vermutung aus, „daß, sobald die Konzentration der Nährlösung einen gewissen Grad überschreitet, ein bestimmter Teilungsmodus in den Zellen auftritt, der zur Entstehung des erforderlichen Gewebes führt“.

Hier möchte ich noch einmal an Mathuse's Beobachtungen¹⁾ erinnern, der an gesteckten Blättern hier und da knollenartige Anschwellungen entstehen sah und im allgemeinen eine erhebliche sekundäre Vergrößerung der Mesophyllzellen konstatieren konnte.

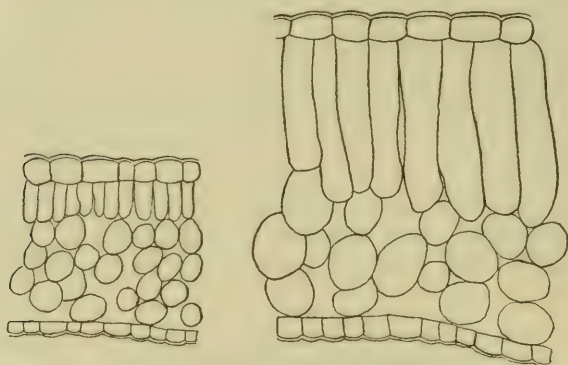


Fig. 24. *Achyranthus Verschaffeltii*. Links Querschnitt durch die Spreite eines normalen Blattes, rechts durch die eines Blattes von einer entgipfelten Pflanze (nach Mathuse).

Mathuse macht dafür die Anhäufung der von den Blättern produzierten Stoffe verantwortlich, welche bei Behandlung der Blätter als Stecklinge nicht nach den stoffverbrauchenden Vegetationspunkten abwandern können. Entsprechende Strukturveränderungen beobachtete Mathuse an den Blättern dekapitierter Pflanzen (vgl. Fig. 24). Das Wachstum der Mesophyllzellen erfolgt bei den Palisadenzellen oft viel ergiebiger als an den Zellen des Schwammparenchyms.

6. Gallen.

Die Gallen sind bisher insofern noch nicht Gegenstand der experimentellen Forschung geworden, als noch niemals Gewebswucherungen, die den höchst charakteristischen, von mir als prosoplasmatisch

¹⁾ S. oben p. 545, Anm. 2.

bezeichneten Gallenprodukten¹⁾ vieler Insekten irgendwie vergleichbar gewesen wären, künstlich erzeugt worden sind. Auf die Bemühungen zahlreicher Autoren, durch Anwendung verschiedener chemischer Reizmittel Gallen hervorzurufen, brauchen wir nicht einzugehen, da keine von ihnen den gewünschten Erfolg hatte. Trotzdem wird ein Hinweis auf die Gallen hier angebracht sein, da auch die Untersuchung der von der Natur in großer Reichlichkeit und Mannigfaltigkeit gelieferten Gewebswucherungen, ihrer Strukturen und ihrer Entwicklungsgeschichte, uns wertvolle Beiträge zur Behandlung allgemeiner entwicklungsmechanischer Fragen verspricht.

Die Gallen sind schon insofern von besonderem Interesse für uns, als sie die formbestimmende Bedeutung chemischer Reizmittel demonstrieren. Die Fülle verschiedener Gallenformen, welche z. B. auf Eichenblättern vorkommen, lehrt, daß die Gallenreize durchaus spezifischer Natur sind.²⁾ Alle Gallen der Cynipiden usw. verdanken ihre Entstehung offenbar einem besonderen Stoff, den die Gallentiere liefern, und es ist im höchsten Grade unwahrscheinlich, daß man den Reiz, der eben von jenem Stoff ausgeht, durch irgendwelche andere Reize ersetzen könnte. In diesem Punkte lassen sich die Gallen mit den bekannten „Lithiumlarven“, welche Herbst³⁾ erzog, vergleichen.

Das Gesagte gilt allerdings nur für die histioiden Gallen; die organoiden, die bei Bildung von Adventivsprossen, Hexenbesen, bei Vergrünung und Füllung von Blüten, bei Verlaubung von Nebenblättern usw. vorliegen⁴⁾, verdanken ihre Entstehung wohl nicht spezifischen Reizen und lassen sich daher auch künstlich hervorrufen. Die von Klebs⁵⁾ u. a. hervorgerufenen „Mißbildungen“ sind zwar auf ganz andere Eingriffe hin entstanden, als in der Natur die Gallen zu entstehen pflegen — bei diesen handelt es sich um lokale Eingriffe eines Parasiten, bei jenen um Beeinflussungen auf dem Wege der Ernährung, welchen die ganze Pflanze unterliegt, — zeigen aber keine prinzipiellen Unterschiede von vielen typischen Gallenformen. Durch lokale Beeinflussung chemischer oder mechanischer Art den Bau einer Blüte oder Infloreszenz oder eines vegetativen Sproßabschnittes zu beeinflussen, ist bisher nur ausnahmsweise versucht worden; ich zweifle

¹⁾ Vgl. Pathol. Pflanzenanatomie, 1903, p. 210.

²⁾ „Strukturelle Reize“ nach C. Herbst (Über die Bedeutung der Reizphysiologie etc. 2. Teil. Biolog. Zentralbl., 1895, Bd. XV, p. 721).

³⁾ Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Tiere I (Zeitschr. f. wiss. Zoologie, 1892, Bd. LV).

⁴⁾ Küster, Über zwei organoide Gallen: die Wiederholung blattrandartiger Strukturen auf Blattspreiten (Marcellia, 1906, Vol. V, p. 44).

⁵⁾ Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen, Jena 1903, Über künstliche Metamorphosen (Abhandl. Naturforsch. Ges. Halle, 1906, Bd. XXV).

aber nicht, daß auf diesem Wege die künstliche Erzeugung organoïder „Gallen“ gelingen wird.

Eine zusammenfassende Schilderung der Gallenanatomie und -entwicklungsgeschichte, soweit letztere die uns interessierenden Probleme der Entwicklungsmechanik klären helfen, verspricht eine reichliche Ausbeute an interessanten Tatsachen und eine Fülle von Anregungen. Beiträge dafür sind bisher nur spärlich in der cecidiologischen Literatur zu finden.

Ich beschränke mich hier darauf nur, einige wenige Fragen dieser Art zu streifen.

Manche Gallen liefern uns weiteren Beweis für die Unabhängigkeit verschiedener Wachstums- und Differenzierungsvorgänge voneinander, indem in vielen Fällen Wachstum und Zellteilung energisch gefördert werden, die Differenzierungsvorgänge aber völlig ausgeschlossen bleiben können. In anderen Fällen werden bestimmte Differenzierungsvorgänge besonders gefördert: die Produktion von Steinzellen (viele Cynipidengallen), die Produktion von Haaren (viele Milbengallen) u. dgl. m.; zu den auffallendsten Beispielen gehören die von *Rhodites Rosae* erzeugten Wucherungen, bei welchen alle anderen Bildungsprozesse gegen die ungeheure Produktion von Drüsen-emergenzen¹⁾ zurücktreten; die von manchen anderen *Rhodites*-Arten gelieferten Gifte rufen auf demselben Substrat (*Rosa*) niemals die Bildung solcher Drüsen hervor.

Eine der merkwürdigsten Erscheinungen, die an den meisten Cynipiden-, vielen Dipteren- und manchen anderen Gallen sich studieren läßt, ist die Bildung wohl unterschiedener, oft scharf gegeneinander abgesetzter Gewebezonen, die sich alle konzentrisch um den Parasiten und die von ihm bewohnte Höhlung legen. In vielen Gallen findet sich nicht nur neben einer Nährschicht eiweißreicher Zellen eine aus Sklereiden gebildete mechanische Gewebsschicht, sondern mehrere verschiedenartig gebaute Nähr- und Festigungsschichten in regelmäßigem Wechsel. Wir müssen annehmen, daß die Faktoren, welche qualitativ und quantitativ die Gewebebildung bestimmen, in erster Linie von dem Parasiten ausgehen, und die konzentrische Schichtung der Gewebe wird uns daher bei der Verbreitung des Gallengiftes im Gewebe durch zentrifugale Diffusion verständlich sein. Die qualitative Mannigfaltigkeit der verschiedenen Gewebezonen ist dagegen schwerer zu erklären; möglich wäre es sehr wohl, daß auf dem durch Diffusion zurückgelegten Wege das Gallengift sich qualitativ verändert, oder daß nach Analogie der von kapillaranalytischen Ver-

¹⁾ Ein ähnliches Beispiel geben die von *Cecidomyia Crataegi* an *Crataegus monogyna* oder *Cr. oxyacantha* erzeugten Blattschöpfe mit ihrer Fülle von Drüsen-emergenzen ab. Vgl. E. Küster 1906 a. a. O.

suchen her bekannten Art seine Bestandteile sich voneinander trennen, so daß verschiedene Gewebiszonen auch qualitativ verschieden affiziert werden könnten.

Die Bedeutung der Entfernung der Infektionsstelle von den einzelnen Zellen für die Entwicklung der letzteren und für ihre Teilnahme am Aufbau des Gallengebildes mag noch durch einige Beispiele erläutert werden. Es gibt offenbar Gallen, deren Virus (oder seine wirksamen Bestandteile) nicht von Zelle zu Zelle diffundieren können. Ich rechne hierzu diejenigen Erineumgallen, deren Haare durch knopfförmige Erweiterungen gekennzeichnet sind. Während bei den Erineumformen mit glattcylindrischen Haaren sämtliche Epidermiszellen zu langen Haaren auswachsen, obwohl vermutlich nicht alle Zellen, sondern nur einzelne direkt von den Parasiten infiziert und die anderen nur auf dem Wege der Diffusion dem Virus zugänglich werden, bleibt bei den anderen das Wachstum auf einzelne, isoliert stehende (offenbar direkt von den Milben infizierte) Zellen beschränkt. Die von verschiedenen *Synchytrium*-Arten erzeugten Gallen zeigen vielfach nicht nur die vom Pilz infizierten Wirtszellen enorm vergrößert, sondern auch die den letzteren anliegenden nicht infizierten Zellen schreiten zur Teilung.

Allen Umwallungsgallen, Blattrollungen und Beutelgallen gemeinsam ist die Erscheinung, daß die der Infektionsstelle am nächsten liegenden Teile des Wirtsgewebes weniger wachsen, als die ferner liegenden — gleichviel ob Dicken- oder Flächenwachstum des betreffenden Organs in Betracht kommt. Entweder wir haben es bei dieser Erscheinung mit der bekannten Eigenschaft von Giftstoffen zu tun, bei zunehmender Verdünnung immer mehr wachstumsfördernd zu wirken, bis der optimale Grad der Verdünnung erreicht ist, — oder die verschiedenen Teile der Diffusionszone des Gallengiftes werden — wie schon oben angedeutet wurde — qualitativ verschieden affiziert.

Nachtrag.

Während des Druckes des vorliegenden Referates wurde ich noch mit zahlreichen neu erschienenen Arbeiten bekannt, deren Inhalt sich auf die hier behandelten Fragen bezieht, die ich aber leider nicht mehr berücksichtigen konnte. Das gilt insbesondere für Vöchting's Buch: Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers (Tübingen 1908), auf das ich nur hier und da noch im Text verweisen konnte. Ich nehme an dieser Stelle noch Gelegenheit, insbesondere auf diejenigen Abschnitte des Buches zu verweisen, welche die „Kompensation unter Geweben“, die Polarität der Zellen, sowie äußere und innere Folgen der Unterdrückung der Geschlechtstätigkeit behandeln.

Auch Freundlich's Mitteilungen über „Entwicklung und Regeneration von Gefäßbündeln“ (vgl. oben p. 544) im Jahrbuch für wissenschaftliche Botanik, 1908, Bd. XXXVI, p. 137, hätte ich gern noch berücksichtigt.

Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Von Dr. Ludwig Jost,

Professor an der land-

wirtschaftlichen Akademie Bonn-Poppelsdorf. Zweite Auflage. 1908. Preis: brosch. 14 Mark, geb. 16 Mark.

Besprechung über die erste Auflage:

Floren. 1909, Bd. XIII, H. 2:

Die Darstellung ist klar, kritisch und reichhaltig und oft durch historische Rückblicke belebt. Die Jostschen Vorlesungen werden deshalb als eine treffliche Einführung in das Studium der Pflanzenphysiologie begrüßt werden. Auch für Berufstechniker ist das Buch wertvoll durch die eingehende Berücksichtigung und Diskussion, welche die neuere pflanzenphysiologische Literatur in ihm gefunden hat. Solche orientierende Darstellungen sind ja um so notwendiger, je mehr die Entwicklung der Botanik es unmöglich macht, in allen ihren Gebieten die Literatur zu verfolgen, besonders aber in der Physiologie, welche die Grundlage für alle anderen Teile der Botanik darstellt.

Pflanzen-Geographie auf physiologischer Grundlage.

Von Dr. A. F. W. Schimper, weil. a. o. Prof. an der Universität Bonn. Mit 502 als Tafeln oder in den Text gedruckten Abbildungen in Autotypie, 5 Tafeln in Lichtdruck und 4 geographischen Karten. Zweite unveränderte Auflage. 1908. Preis: 27 Mark, geb. 30 Mark.

Streifzüge an der Riviera. Von Prof. Dr. Eduard Strasburger.

Illustriert von Luise Reusch. Zweite,

gänzlich umgearbeitete Auflage. 1904. Preis: brosch. 10 Mark, eleg. geb. 12 Mark.

Histologische Beiträge. Von Dr. Eduard Strasburger, o. ö. Prof. der Botanik an der Universität Bonn.

Heft 1: Über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreiche nebst einem Anhang über Befruchtung. Mit 3 lithographischen Tafeln. Preis: 7 Mark.

Heft 2: Über das Wachstum vegetabilischer Zellhäute. Mit 4 lithographischen Tafeln. Preis: 7 Mark.

Heft 3: Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Mit 5 lithographischen Tafeln und 17 Abbildungen im Text. Preis: 24 Mark.

Heft 4: Das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen. — Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wachsen der Befruchtung. Mit 3 lithographischen Tafeln. Preis: 7 Mark.

Heft 5: Über das Saftsteigen. — Über die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgröße. Preis: 2 Mark 50 Pf.

Heft 6: Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Preis: 10 Mark 50 Pf.

Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reich. Versuch einer gemeinverständlichen Darstellung. Von Prof. Dr. Eduard Strasburger. 1905. Preis: 2 Mark.

Das botanische Praktikum. Anleitung zum Selbststudium der mikroskopischen Botanik für Anfänger und

Geübtere, zugleich ein Handbuch der mikroskopischen Technik. Von Prof. Dr. Eduard Strasburger. Vierte umgearbeitete Auflage. Mit 230 Holzschnitten. 1902. Preis: 20 Mark, geb. 22 Mark 50 Pf.

Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Von Dr. Eduard Strasburger, o. ö.

Professor an der Universität Bonn, Dr. Fritz Noll, o. ö. Professor an der Universität Halle a. S., Dr. Heinrich Schenck, Professor an der Technischen Hochschule Darmstadt, Dr. George Karsten, a. o. Professor an der Universität Bonn. Neunte umgearbeitete Auflage. Mit 782 zum Teil farbigen Abbildungen. 1908. Preis: broschiert 7 Mark 50 Pf., gebunden 8 Mark 50 Pf.

Sieben erschienen:

Das kleine botanische Praktikum für Anfänger. Anleitung

zum Selbststudium der mikroskopischen Botanik und Einführung in die mikroskopische Technik. Von Dr. Eduard Strasburger, o. ö. Professor der Botanik an der Universität Bonn. Sechste umgearbeitete Auflage. Mit 128 Holzschnitten. Preis: brosch. 6 Mark, geb. 7 Mark.

Vegetationsbilder

herausgegeben von

Dr. G. Karsten,

Professor an der Universität Bonn.

Dr. H. Schenck,

Professor an der Techn. Hochschule Darmstadt.

Unter dem Namen „Vegetationsbilder“ erscheint hier eine Sammlung von Lichtdrucken, die nach sorgfältig ausgewählten photographischen Vegetationsaufnahmen hergestellt sind. Verschiedenartige Pflanzenformationen und Gemeinschaften möglichst aller Teile der Erdoberfläche in ihrer Eigenart zu erfassen, charakteristische Gewächse, welche der Vegetation ihrer Heimat ein besonderes Gepräge verleihen, und wichtige ausländische Kulturpflanzen in guter Darstellung wiederzugeben, ist die Aufgabe, welche die Herausgeber sich gestellt haben.

Der Preis für das Heft von 6 Tafeln ist auf 2,50 Mark festgesetzt worden unter der Voraussetzung, daß alle Hefte einer Reihe bezogen werden. Einzelne Hefte werden mit 4 Mark berechnet.

Inhalt der Ersten Reihe:

Erstes Heft. H. Schenck: Südbrasilien. — Zweites Heft. G. Karsten: Malayischer Archipel. — Drittes Heft. H. Schenck: Tropische Nutzpflanzen. — Viertes Heft. G. Karsten: Mexikanischer Wald der Tropen und Subtropen. — Fünftes Heft. A. Schenck: Südwest-Afrika. — Sechstes Heft. G. Karsten: Monokotylenbäume. — Siebentes Heft. H. Schenck: Strandvegetation Brasiliens. — Achtes Heft. G. Karsten und E. Stahl: Mexikanische Kakteen, Agaven und Bromeliaceen-Vegetation.

Inhalt der Zweiten Reihe:

Erstes Heft. E. Ule: Epiphyten des Amazonengebietes. — Zweites Heft. G. Karsten: Die Mangrove-Vegetation. — Drittes und Viertes Heft. E. Stahl: Mexikanische Nadelhölzer und Mexikanische Xerophyten. — Fünftes bis Siebentes Heft. L. Klein: Charakterbilder mitteleuropäischer Waldbäume I. — Achtes Heft. G. Schweinfurth und Ludwig Diels: Vegetationstypen aus der Kolonie Eritrea.

Inhalt der Dritten Reihe:

Erstes Heft. E. Ule: Blumengärten der Ameisen am Amazonasstrome. — Zweites Heft. Ernst A. Bessey: Vegetationsbilder aus Russisch Turkestan. — Drittes Heft. M. Büsgen und W. Busse: Vegetationsbilder aus Mittel- und Ost-Java. — Viertes Heft. H. Schenck: Mittelmeerbäume. — Fünftes Heft. R. v. Wettstein: Sokotra. — Sechstes Heft. Emerich Zederbauer: Vegetationsbilder aus Kleinasien. — Siebentes und Achtes Heft. Johs. Schmidt: Vegetationstypen von der Insel Ko Chang im Meerbusen von Siam.

Inhalt der Vierten Reihe:

Erstes Heft. E. Ule: Ameisenpflanzen des Amazonengebietes. — Zweites Heft. Walter Busse: Das südliche Togo. — Drittes und Viertes Heft. Carl Skottsberg: Vegetationsbilder aus Feuerland, von den Falklandinseln und von Südgeorgien. — Fünftes Heft. W. Busse: Westafrikanische Nutzpflanzen. — Sechstes Heft. F. Börgesen: Algenvegetationsbilder von den Küsten der Färöer. — Siebentes Heft. Ant. Purpus und Carl Alb. Purpus: Arizona. — Achtes Heft. A. Th. Fleroff: Wasser- und Bruchvegetation aus Mittelußland.

Inhalt der Fünften Reihe:

Erstes und Zweites Heft. M. Koernicke und F. Roth: Eifel und Venn. — Drittes bis Fünftes Heft. Richard Pohle: Vegetationsbilder aus Nordrußland. — Sechstes Heft. M. Rickli: Spanien. — Siebentes Heft. Walter Busse: Deutsch-Ostafrika. — Achtes Heft. Carl Albert Purpus: Mexikanische Hochgipfel.

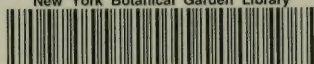
Inhalt der Sechsten Reihe:

Erstes Heft. Karl Reehinger: Samoa. — Zweites Heft. Karl Reehinger: Vegetationsbilder aus dem Neu-Guinea-Archipel. — Drittes Heft. Ernst Ule: Das Innere von Nordost-Brasilien. — Viertes Heft. H. Brockmann-Jerosch und A. Heim: Nordrand der algerischen Sahara. — Fünftes und sechstes Heft. H. Schenck: Alpine Vegetation. — Siebentes Heft. Walter Busse: Deutsch-Ostafrika, 2. Ostafrikanische Nutzpflanzen. — Achtes Heft. P. Dysen und F. W. Neger: Chilenisch-pathagonische Charakterpflanzen.

Diesen Hefen liegen folgende Prospekte vom Verlag von Gustav Fischer in Jena bei: 1) *Reconeil des travaux botaniques neerlandais*, 2) *behr. Zeitschrift für Botanik*. Wir empfehlen dieselben einer geneigten Beachtung.



New York Botanical Garden Library



3 5185 00288 3369

